



Relations entre diversité des habitats forestiers et communautés de chiroptères à différentes échelles spatiales en Europe : implications pour leur conservation et le maintien de leur fonction de prédation

Yohan Charbonnier

► To cite this version:

Yohan Charbonnier. Relations entre diversité des habitats forestiers et communautés de chiroptères à différentes échelles spatiales en Europe : implications pour leur conservation et le maintien de leur fonction de prédation. Biodiversité et Ecologie. Université de Bordeaux, 2014. Français. NNT : 2014BORD0277 . tel-01133680

HAL Id: tel-01133680

<https://theses.hal.science/tel-01133680>

Submitted on 20 Mar 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE PRÉSENTÉE
POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS
SPÉCIALITÉ : écologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

Par Yohan CHARBONNIER

**Relations entre diversité des habitats forestiers et communautés
de chiroptères à différentes échelles spatiales en Europe**

Implications pour leur conservation et le maintien de leur fonction de prédation

Sous la direction de : Hervé JACTEL
Co-direction de : Luc BARBARO

Soutenue le 02 décembre 2014

Membres du jury :

M. DEVICTOR, Vincent M. DUFRÈNE, Marc	Chargé de recherches, CNRS Montpellier Professeur, Université de Liège	Rapporteur Rapporteur
M. DECONCHAT, Marc M. KERBIRIOU, Christian	Directeur de recherches, INRA Toulouse Maître de conférences, Université Paris VI	Examineur Examineur
M JACTEL, Hervé M BARBARO, Luc	Directeur de recherches, INRA Bordeaux Chargé de recherches, INRA Bordeaux	Directeur Co-directeur

Titre : Relations entre diversité des habitats forestiers et communautés de chiroptères à différentes échelles spatiales en Europe

Résumé :

Les chiroptères sont reconnus comme de potentiels régulateurs des populations d'insectes. Ce sont aussi les mammifères européens pour lesquels les enjeux de conservation sont les plus importants. Ils trouvent dans les forêts des habitats favorables qui sont cependant menacés par les changements climatiques et la fragmentation. Il convient donc de mieux comprendre les relations entre les communautés de chiroptères, leurs habitats et leurs proies en forêt.

L'objectif de cette thèse est de quantifier les effets, à différentes échelles spatiales, des principales composantes de l'habitat forestier sur l'activité, la richesse spécifique, la diversité fonctionnelle et la composition des communautés de chiroptères européens. Les résultats reposent sur des données collectées grâce à des protocoles expérimentaux en Aquitaine et dans les six pays du réseau de placettes forestières organisé par le projet FunDivEurope.

De la parcelle au continent, l'accroissement de la diversité des essences forestières, de la proportion de feuillus et du bois mort, en augmentant les ressources en proies et en gîtes, ont des effets positifs sur les communautés de chiroptères. Ces effets, non stationnaires, se renforcent vers le nord avec la rigueur du climat. Nous confirmons également que les chiroptères forestiers, par leur réponse numérique et fonctionnelle aux densités de proie, peuvent limiter la démographie d'un insecte défoliateur.

Des mesures de gestion, visant le renforcement des structures-clés des habitats forestiers, sont proposées pour favoriser la conservation des communautés de chiroptères et leur capacité de régulation des insectes ravageurs.

Mots clés : arbres en mélange, chauves-souris, capacité d'accueil, échelle spatiale, forêt tempérée, gradients de diversité, latitude, stationnarité, services écosystémiques.

Title : Relationships between forest habitat diversity and bat communities at different spatial scales in Europe

Abstract :

Insectivorous bats are increasingly recognized as potential regulators of pest insect populations. They also represent the group of European mammals with the most unfavorable conservation status. Forests are key habitats for many bat species but are currently under threat from climate change and fragmentation. It is therefore urgent to better understand the relationships between the bats, their prey and their habitats in forests.

Our main objective was to quantify the effects, at multiple spatial scales, of the main attributes of forest habitats on the activity, species richness, functional diversity and composition of European bat communities. They were studied using manipulative experiments in Aquitaine plantation forests and automatic recordings in the network of exploratory plots set up in six European countries by the FunDivEurope project.

From the plot to the continent scale, increasing tree diversity, amount of broadleaved trees and dead wood, had positive effects on bat communities through an increase in prey and roost resources. However these effects were not stationary, being stronger at higher latitudes, probably due to lower habitat carrying capacity in relation to harsher climatic conditions. In addition we experimentally demonstrated that the numerical and functional responses of bats to prey density could result in effective regulation of pine processionary moth populations.

Forest management strategies aim at enhancing key habitat structures, are eventually proposed in order to improve the conservation of bats and to increase the service of pest regulation they can provide.

Keywords: carrying capacity, chiroptera, continuous gradient, ecosystem services, spatial scales, stationarity, temperate forest, tree mixture,

Unité de recherche

INRA, UMR 1202 BIOGECO, F- 33610 Cestas, France

Univ. Bordeaux, BIOGECO, UMR 1202, F-33600 Pessac, France

Equipe Ecologie des Communautés

Site de Recherches Forêt Bois de Pierroton

69, routed'Arcachon

33612 Cestas Cedex -France

Remerciements :

Pour rédiger ces remerciements j'espérais pouvoir faire des dossiers bien rangés et logiques... Bilan, ça va finalement ressembler à mon bureau avec des feuilles volantes des papiers empilés ou mal classés... En même temps, c'est un peu de votre faute à tous, car vous ne vous laissez pas mettre dans les cases, occupez plusieurs dossiers et ces 3 années ont changé les lignes.... Et tant mieux...

A défaut d'avoir pu le faire au cours de mes recherches, ces remerciements seront, néanmoins un tout petit peu, structurés sur un gradient temporel.

Pendant :

Je voudrais donc commencer ces remerciements par les deux acteurs sans qui toute cette belle aventure n'aurait pas eu lieu. Un immense merci à **Hervé** et à **Luc** qui ont eu le courage de faire le pari fou que ma motivation pourrait compenser mon niveau de collégien en statistiques et en anglais... Deuxième pari fou, m'avoir laissé la liberté de partir sur la piste des demoiselles de la nuit à travers l'Europe. J'espère que ce modeste travail sera à la hauteur de votre confiance, de votre soutien et de votre aide sans faille au cours de ces 3 dernières années. Merci 1000 fois !

Même si ce n'est pas (ou plus, ou pas encore) une équipe officielle, le soutien des membres de l'entomo aura été tout autant primordial dans la genèse des pages qui suivent. Un grand merci donc à :

Inge, pour ton accueil chaleureux et bienveillant dans le plus beau bureau de BIOGECO, ton écoute, ta disponibilité, tes conseils avisés, ton aide et nos sorties sur le terrain un filet à la main.

Fabrice, pour les cafés du petit matin ou du petit midi, pour toutes nos discussions distractives ou instructives, pour le soutien logistique irréprochable et surtout pour cette mémorable afinata (qui aide à trouver la paix intérieure).

Bastien et **Guillaume**, pour vos nombreux conseils, avis, soutiens mais aussi et surtout pour tt les petits moments off à parler de frites en mousse, de robe de Dalida, de moustache, de tout et (surtout) de rien.

Dominique, qui dans l'équipe est le roi du palet et de la blague, de la processionnaire et du chancre du platane... pour tes nombreuses informations, conseils et suggestions.

Jean-Yves, sans tes conseils et petits cours du soir y'aurait-il eu autre chose que des moyennes dans ce manuscrit ? ... pas sure !!! This *suggest* that tes very *important* conseils seront assurément *beneficial* surtout que *by contrast* ils sont *concomitant* à l'*overall* de mon english vrayting !

Boris, pour nos pérégrinations en vélo, ou sur une slack, et pour la pratique de l'anglais de bon matin la tête dans le..... guidon !

Pierre, pour ton stage top (modèle), ta collaboration, ton accueil à Montpel et aux futurs collaborations et apéros à venir.

De sincères remerciements également à **Rémy Petit** pour son accueil dans l'unité, à **Emmanuel Corcket** pour celui dans son équipe, et à toutes les personnes de BIOGECO, qui de loin ou de près, m'ont facilité ces 3 années. Une incommensurable reconnaissance pour **Véro**, **Chantal** et **Florence** pour leur travail précieux, leur bonne humeur, leur célérité et leur disponibilité. Assurément sans vous mes déplacements auraient pris l'allure de parcours du combattant.

Merci à (nahezu) l'ensemble des **collègues de FunDiv** qui ne liront probablement jamais ces lignes, mais sans qui les manips de terrain n'auraient pas pu se faire en charentaises.

Merci à **Corinne**, **Frédéric**, **Marc** et **Jérôme** d'avoir répondu présents pour le comité de thèse ou à mes sollicitations.

Enfin, même si la collaboration n'a pas débouché sur les résultats espérés, de chaleureux remerciements à **Éric, Dominique et Diane** pour votre accueil, votre gentillesse et votre disponibilité. J'espère que l'on aura l'occasion de remettre ça avec une issue publiable cette fois.

Et pour finir, celui qui m'aura épaulé sans faille tout au long de ces trois années, mon meilleur ami pour les mails, les publis, les présentations, les réservations... j'ai nommé Mister *G. Translate*.

Avant :

Je voudrais commencer ces remerciements, à ceux qui ont élaborer en moi le terreau propice à ce manuscrit, par un amical pied de nez à **Mme Humbert** (ma prof de maths en 3ème) : Vous voyez quand on aime la bio ce n'est pas obligé d'aller en BEP électrotechnique même si on comprend rien à la géométrie ! (Et Toc, ça c'est fait !)

Même si ça commence à faire loin et qu'une partie d'entre eux sont probablement à la retraite, je souhaite remercier **Mme Sayer, Mme Pacot, Thierry Soubaya et Eric Mestre**, tous profs de SVT pour avoir renforcé mon goût pour les sciences naturelles.

Ce goût a pris toutes ces saveurs grâce aux solides bases fondamentales que m'a offert **Michel Quiot** au cours de ces deux années de BTS, et qui aujourd'hui encore me sont indispensables. Merci pour ça, mais aussi pour la découverte des trésors de ta merveilleuse région et pour tes accueils chaleureux.

Un grand merci à **l'équipe des TAAF** de Chizé pour m'avoir montré de près ce qu'était un chercheur, un thésard (quelle drôle de bête), le travail dans la recherche et de m'avoir ouvert en grand les portes de ces petits paradis du grand sud. Deux mentions spéciales parmi les chercheurs : une à **Papa Charly** qui m'a fait confiance et qui m'a soutenu très vite et une pour **Christophe** pour son amitié et nos inoubliables pérégrinations kermorantesquo-trinquetières.

D'amicaux remerciements : à **Princesse Clara**, au **grand JB** et à **Karine**, pour les bons moments passés en cabane, mais aussi et surtout pour m'avoir montré la voie de l'impact factor : Très chers co-auteurs, « *Offensive, je vais finalement prendre l'option Offensive* » ☺

Enfin, un clin d'œil à **Benjamin Kabouche** dont la vision du monde associatif m'a définitivement convaincu que les ponts entre les labos et les assos étaient non seulement possibles, mais surtout indispensables et que tous avaient à y gagner.

Et mesquinement, je terminerai cette section, comme je l'ai commencé, par un second gentil pied de nez à **Mr Hottelet** (professeur d'Agronomie en réunion parents-prof) : « *compter les petits oiseaux c'est bien gentil mais c'est pas un métier...* »... Perdu ;-)

Avant, pendant et après :

Je n'aurais pas pu réaliser ce travail sans l'aide directe de **l'ami Julien** (alias Dalida) qui m'aura donné l'adresse du labo mais aussi, et surtout, un sacré coup de main sur le terrain et au labo.

Même si elles ont été plus indirectement liées à la thèse les nombreuses heures passées sur le terrain, en bonne compagnie et toujours dans la bonne humeur, m'aura permis d'apprendre à reconnaître les bêtes à plumes et à poil avec les yeux et les oreilles. Pour ces nombreuses années, ou ces quelques semaines, de terrain et de rigolade je tiens à remercier : **le père Latraube**, mon **Grand-zoreille**, **l'Amiral palourde**, **Gaétan** et sa SBF, **JLC** et sa tente décathlon, **JB** le popchat et ses cubis, **les pères Touzot et Bernard** pour leurs madeleines houblonnées, **Bottin-Greg-Cécél-Vincent** môôônnnn les peûûû d'bêtes, **Benoit-Cécile et Nolwenn**, l'ami **Renaud** et sa sagesse naturelle, **Sidi Dieulveut** et son bonnet anti-djenounes, **Séb Roué** et son savoir encyclopédique, le **GCA** et la **LPO Aquitaine** et tous ceux qui de prêt ou de loin m'ont offert cette culture naturaliste.

Et puis, à côté de cette thèse (ou tout autour plus exactement) il y a eu le soutien sans faille de **la Famille** dans les moments de doute, de choix et de fatigues. Un énorme merci donc aux **parents Theillouts** pour leurs chaleureux accueils périgourdins (ou périgordins je sais jamais) de fin de semaine, pour l'initiation à l'antistress sur 10km ;-) et pour leurs régulières petites attentions. « Dans la même Famille, je voudrais également **le beau-frère et les petites nièces** »... Bonne pioche ☺ (tu m'étonnes quelle est bonne la pioche), d'amicales pensées donc à la succursale de Talence pour tous ces bons moments partagés depuis mon arrivée à Bdx. Ils étaient malheureusement plus loin sur une échelle spatiale, mais aux combien proches et à mes côtés au cours de ces trois années par leurs soutiens, leurs clins d'œil, leurs petits coups de pouce, leur présence. Ainsi, ce travail est largement associé au **Tom**, à **la Marie**, à **Razou** et à **Faustin** le dernier venu pour m'avoir prêté sa tortue et nous avoir déjà donné bcp de joies. Comment, dans cette liste familiale, ne pas mentionner également **le Claude** pour ses relectures attentives, pour m'avoir donné le goût du vivant, de la nature, des matinés brâme ou des après-midi cueillette de champignons (voir même des brimbelles...). Je ne sais pas si c'est de la transmission de générations, ou autre chose, mais en tout cas un ENORME merci pour tout ça, pour ton soutien depuis toujours et pour tout le reste.

Enfin, j'aimerais finir de façon symétrique (et paritaire) au premier paragraphe, en remerciant du fond du cœur les deux autres personnes sans qui l'obtention d'une (de cette) thèse ne serait rien qu'une amère frustration ou une douce utopie. La première est évidemment **la Martine** qui depuis de nombreuses années, non contente de me soutenir, m'a toujours encouragé, poussé, remotivé et même plus... Cette thèse est le fruit de tes innombrables attentions et sacrifices. Et pour finir, **Amandine**, que j'ai eu le bonheur de rejoindre dans sa belle région, et qui a eu le courage et la patience de me supporter, de m'encourager et qui a su si bien enjoliver et pimenter le quotidien de ces trois années (des précédentes, et de celles à venir, of course !), alors pour tout ça un énnnoooooooooooooo merci.

What is it like to be a bat ?

Thomas Nagel (1974)
The Philosophical Review

Table des matières :

1	Prolégomènes	10
1.1	Le contexte scientifique:.....	11
1.2	Le cadre de travail	16
1.3	Enjeux et problématiques de la thèse	19
2	La forêt pour les chiroptères ou les chiroptères pour la forêt ?	22
2.1	Les chiroptères forestiers européens.....	23
2.2	Effets de la structure et de la composition forestière sur les chiroptères	33
2.3	Effets du paysage forestier sur les chiroptères	41
2.4	Les chiroptères comme bioindicateurs et pourvoyeurs de services écosystémiques.	52
2.5	Les données acoustiques des chiroptères.....	58
2.6	Conclusion	61
3	A l'échelle européenne : non stationnarité des effets de l'habitat	62
3.1	Résumé	63
3.2	Abstract.....	64
3.3	Introduction	65
3.4	Methods	67
3.5	Results	71
3.6	Discussion.....	73
3.7	Conclusions	74
3.8	References	75
3.9	Supplementary	77
4	A l'échelle du paysage : effets des feuillus sur les assemblages d'espèces saisonniers.	80
4.1	Résumé	81
4.2	Abstract.....	82
4.3	Introduction	83
4.4	Material and methods	84
4.5	Results	87
4.6	Discussion.....	91
4.7	Conclusions	93
4.8	References	93
4.9	Supplementary	96

5	A l'échelle de la parcelle : les chiroptères menacés sont favorisés par les feuillus et le bois mort.....	99
5.1	Résumé	100
5.2	Abstract.....	101
5.3	Introduction	102
5.4	Methods	104
5.5	Results	108
5.6	Discussion.....	108
5.7	Conclusion.....	109
5.8	References	110
6	A l'échelle des zones de chasse : régulation d'un ravageur par le jeu des relations prédateurs-proies	113
6.1	Résumé	114
6.2	Abstract.....	115
6.3	Introduction	116
6.4	Materials and methods.....	118
6.5	Results	120
6.6	Discussion.....	123
6.7	References	126
7	Discussion générale et perspectives	129
7.1	Plan de la discussion.....	130
7.2	Effet du climat sur la diversité, la composition et la structure des communautés de chiroptères forestiers : du macro au micro-climat.....	131
7.3	L'effet de l'habitat sur les communautés de chiroptères forestiers : de la parcelle au paysage.....	138
7.4	Effets des interactions biotiques sur les communautés de chiroptères forestiers européens.....	145
7.5	Implications pour la gestion forestière	154
8	Références bibliographiques	157
9	Annexes	185

1 Prolégomènes

- Le contexte scientifique
- Le cadre de travail
- Les enjeux et problématiques de la thèse

1.1 Le contexte scientifique

1.1.1 Les effets des changements globaux sur la biodiversité et les services écosystémiques associés.

Les changements globaux, à savoir les modifications d'utilisation des sols, du climat ou la propagation d'espèces envahissantes ont des impacts importants sur la diversité biologique des différents écosystèmes (Sala *et al.*, 2000). Ces pertes de biodiversité, qui se manifestent sur un continuum d'échelles spatiales et temporelles, du niveau local au niveau global, pourraient entraîner des modifications du fonctionnement des écosystèmes (Figure 1) et compromettre ainsi durablement les services rendus à l'humanité (Figure 2) (Hooper *et al.*, 2005; Millenium Ecosystem Assessment, 2005; Clavel *et al.*, 2010). La perte ou la dégradation de ces services ont des conséquences économiques importantes pour les sociétés humaines (TEEB, 2009). Il importe donc de comprendre l'influence de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Cette nouvelle problématique a ouvert un domaine de recherche transdisciplinaire qui est devenu l'un des champs de l'écologie les plus actifs (Kinzig *et al.*, 2001; Cardinale *et al.*, 2006, 2011; Castagneyrol & Jactel, 2012; Loreau & Mazancourt, 2013; Balvanera *et al.*, 2014). Bien qu'il demeure encore de nombreuses interrogations sur les mécanismes impliqués, un patron commun semble se dégager de toutes ces études : l'augmentation de la diversité des communautés est associée à une augmentation moyenne (et à une diminution de la variance) des processus comme la productivité, la stabilité ou la résistance aux perturbations mais également la résilience de ces systèmes (Hooper *et al.*, 2005).

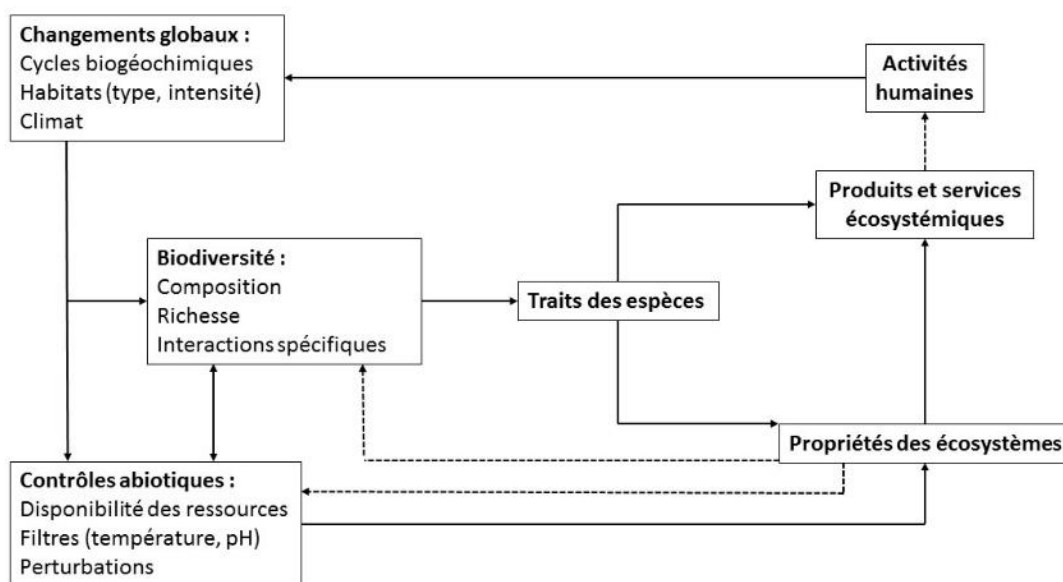


Figure 1 Effet rétroactif des actions anthropiques sur les changements globaux, la biodiversité et les facteurs abiotiques sur les propriétés des écosystèmes (d'après Hooper *et al.*, 2005).

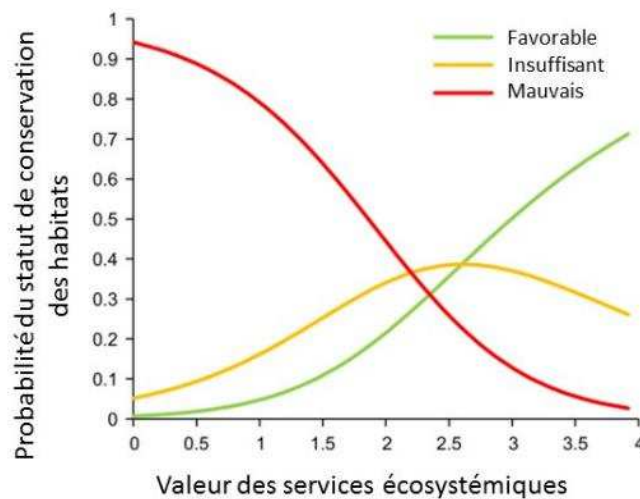


Figure 2 Régression logistique polynomiale entre statut de conservation des habitats et valeur totale des services écosystémiques (d'après Maes *et al.*, 2012).

Ces résultats ont ouvert un nouveau cadre conceptuel en écologie qui souligne le rôle actif du biote (ensemble des organismes vivants) et de sa diversité dans les processus écologiques à la base du fonctionnement des écosystèmes, avec des effets en cascade sur la provision de services écosystémiques et le bien-être humain (Hillebrand & Matthiessen, 2009; De Groot *et al.*, 2010; Maes *et al.*, 2012; Balvanera *et al.*, 2014). Une analyse récente a d'ailleurs montré que les conséquences de la perte de biodiversité sont d'une ampleur comparable aux effets des autres facteurs du changement global (Hooper *et al.*, 2012).

Par conséquent, les recherches en écologie s'intéressent actuellement à deux questions majeures :

- Quels sont les impacts des changements globaux sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes?
- Quelles seront les conséquences à moyen et long terme des changements globaux pour les services écosystémiques fournis par la biodiversité ?

1.1.2 Les écosystèmes forestiers

Les principaux impacts humains sur les écosystèmes forestiers sont la déforestation au profit de l'agriculture ou de l'urbanisation (FAO, 2010), la fragmentation des habitats et la modification de la structure et de la composition des peuplements via les pratiques sylvicoles (Thompson & Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2009). Plus de la moitié des espèces animales et végétales terrestres étant forestières (Millenium Ecosystem Assessment, 2005), ces modifications sont l'une des causes majeures de la perte de diversité biologique mondiale (Laurance, 2007). L'intensification des pratiques de gestion forestière et la forte augmentation des surfaces de forêt de plantation sont également préjudiciables à la biodiversité (Brockerhoff *et al.*, 2008). Outre ces perturbations anthropiques, il est également attendu que les changements climatiques impactent fortement les écosystèmes forestiers. Les changements de températures et de précipitations devraient en effet, modifier la répartition géographique et l'abondance des essences forestières, influencer l'occurrence, la récurrence, la durée et l'intensité de perturbations telles que les tempêtes, les incendies, les sécheresses ou encore les pullulations d'insectes ravageurs (Dale *et al.*, 2001; Allen *et al.*, 2010; Hanewinkel

et al., 2013). Si, à l'état naturel, la majorité de l'Europe était couverte de forêts (Svenning, 2002), l'exploitation forestière est une pratique très ancienne, puisque les premières coupes significatives remonteraient à environ 6500 ans. La diminution intensive de la surface forestière aurait vraiment commencé à la fin du premier siècle après JC (Boughey et al., 2011) si bien qu'il ne reste pratiquement plus, en Europe, de forêts non influencées par l'homme (moins de 1%). Bien que la couverture forestière semble augmenter à nouveau, sous l'effet combiné de la déprise agricole (accrus) et de nouvelles plantations, beaucoup de régions restent peu boisées (FAO, 2010) et gérées pour la production de bois (FAO, 2010; Jung et al., 2012).

Connaître et comprendre la capacité à long terme des forêts à maintenir leur multifonctionnalité, via leurs rôles de production, de service et de refuge pour la biodiversité sont actuellement des préoccupations majeures pour les écologues de la conservation comme pour les gestionnaires forestiers.

1.1.3 La biodiversité des chiroptères

D'un point de vue fonctionnel, les chiroptères jouent un rôle important dans les écosystèmes terrestres et peuvent être considérés, à ce titre, comme des espèces clés occupant des fonctions essentielles au maintien de leur stabilité (Stevens et al., 2003). En effet, beaucoup d'espèces de chiroptères à travers le monde sont reconnues pour fournir des services écosystémiques importants tels que la dispersion de graines, la pollinisation ou encore la prédation et la régulation des insectes ravageurs (Jones et al., 2009; Kunz et al., 2011). La forêt est l'habitat le plus utilisé et le plus riche en espèces de chiroptères dans le monde et en Europe (Kunz & Stern, 1995; Dietz et al., 2009; Dehling et al., 2014). Cependant, bien que les chiroptères européens, dans leur quasi-totalité, utilisent la forêt pour tout ou partie de leur cycle biologique (Kaňuch et al., 2008; Müller et al., 2013), peu de choses sont connues sur leur rôle fonctionnel dans les forêts (Dietz & Pir, 2009). Parallèlement, le déclin des populations et la raréfaction de certaines espèces ont généré un intérêt considérable pour l'étude et la protection de ces mammifères (Mehr et al., 2011) qui font donc logiquement, de plus en plus, l'objet de mesures de conservation (Jones et al., 2009; Müller et al., 2013).

Dans un contexte de changement global, le rôle fonctionnel et le statut de conservation défavorable de beaucoup de chiroptères européens en font des espèces indicatrices particulièrement intéressantes pour étudier les enjeux auxquels les forêts européennes doivent faire face.

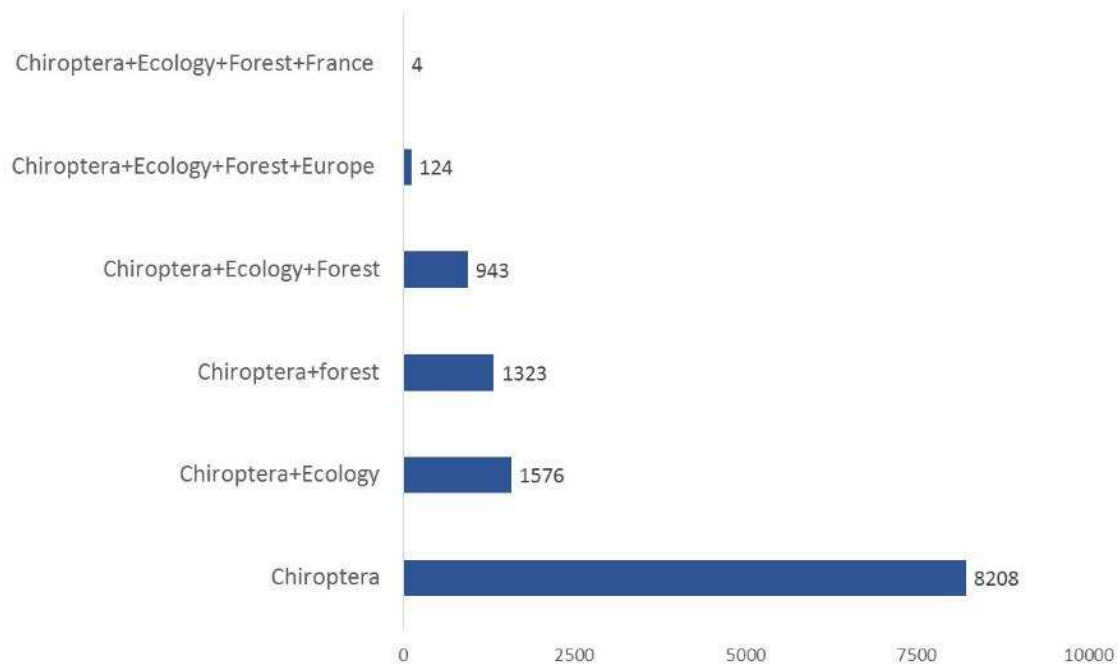


Figure 3 Nombre d'articles scientifiques publiés sur les chiroptères depuis 2004 sélectionnés par différentes requêtes dans le Web of Science

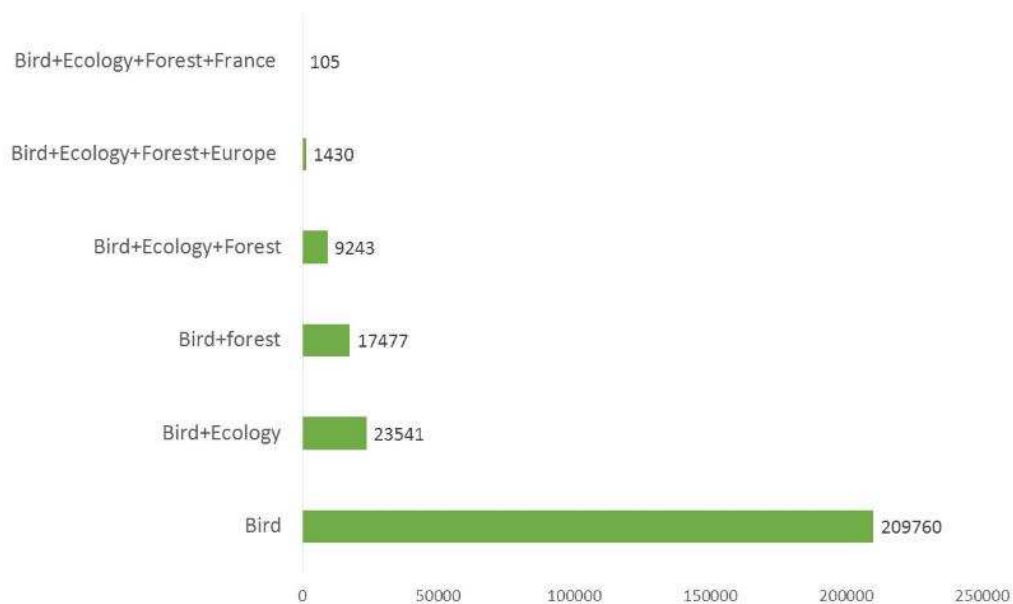


Figure 4 Nombre d'articles scientifiques publiés sur les oiseaux depuis 2004 sélectionnés par différentes requêtes dans le Web of Science.

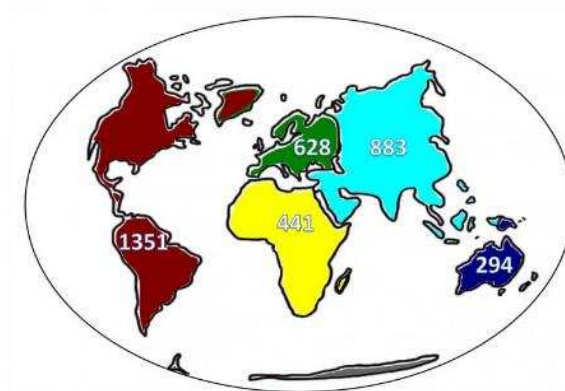


Figure 5 Nombre de publications scientifiques sur les chiroptères de 2004 à 2014 par continent sur la base Web of Science

Depuis une dizaine d'années, l'intérêt porté par la communauté scientifique aux chiroptères est en constante augmentation. Une simple recherche bibliographique avec le mot clé « chiroptera » dans le web of science illustre bien ce phénomène (Figure 3). Il a été publié quasiment autant d'articles sur le sujet entre 1950 et 2003 (8478), que de 2004 à aujourd'hui (8208). Il convient néanmoins de mettre en perspective la production scientifique autour des chiroptères avec un groupe taxonomique fonctionnellement proche que sont les oiseaux. Sur la même période de 2004 à 2014, vingt-cinq fois plus d'articles ont été publiés (Figure 4). Les raisons de cet engouement récent sont probablement multiples : l'évolution technique du matériel de détection ultrasonore, les enjeux de conservation, les risques sanitaires posés par les espèces vectrices de virus, la phylogénie complexe, la grande diversité fonctionnelle et la large répartition mondiale de ces mammifères, ainsi qu'une connaissance naturaliste accrue sur l'autécologie des espèces européennes avec la parution de nombreux ouvrages de référence. La société civile en Europe s'est également largement emparée du sujet en raison des enjeux de conservation ou sanitaires mais également, des impacts liés à l'installation d'infrastructures tels que les champs éoliens ou les réseaux de transport. Ainsi, les gestionnaires et les pouvoirs publics sont régulièrement confrontés à ces problématiques liées aux chiroptères dans leurs pratiques et sollicitent de plus en plus des réponses scientifiques et techniques.

Malgré une attente forte de la société, un nombre étonnamment restreint de publications concerne les chiroptères forestiers sur le territoire européen et national (Figure 5).

1.2 Le cadre de travail : le projet FunDivEurope « Functional Significance of Forest Biodiversity in Europe »

1.2.1 L'objectif du projet FunDivEurope

L'objectif principal de ce projet européen, coordonné par l'Université de Freiburg, est de quantifier le rôle de la biodiversité forestière dans le fonctionnement des écosystèmes et la réalisation de services écosystémiques au sein des grands types forestiers européens. Un des buts principaux est de comprendre et de quantifier comment la diversité spécifique en arbres



d'un peuplement forestier agit sur les flux d'eau et de nutriments, la production de biomasse ou la séquestration du carbone mais aussi sur les fonctions de régulation biologique notamment des grands herbivores, insectes phytophages et champignons pathogènes. L'implication de la richesse spécifique en essences forestières sur la vulnérabilité des services écosystémiques, soumis aux changements climatiques, est aussi étudiée en comparant les performances de peuplements mixtes et de monocultures sous différentes latitudes. Enfin, les avancées théoriques et les résultats obtenus sont synthétisés pour délivrer aux gestionnaires et aux politiques des informations pertinentes et compréhensibles sur les relations entre biodiversité forestière et services associés.

Ce projet de quatre ans, initié en octobre 2010 (année internationale de la biodiversité), regroupe un consortium de 24 institutions issues de 15 pays différents, dont l'INRA (UMR BIOGECO et EEF).

1.2.2 Le réseau de sites

Le réseau des sites « exploratoires » couvre les principaux types de forêts européennes allant des formations méditerranéennes de l'Espagne jusqu'aux forêts boréales de Finlande (Figure 6). Les régions forestières retenues au sein de ces six pays sont également représentatives des gradients climatique et édaphique européens (Baeten et al., 2013 ; *annexe 6*).

A partir d'un groupe d'espèces d'arbres sélectionnées pour chaque pays, les placettes ont été choisies en contrôlant de façon hiérarchisée leur richesse spécifique et leur composition en essences. Les placettes d'un pays donné incluent les monocultures de chacune des essences forestières principales et ensuite tous les niveaux de richesse spécifique jusqu'au mélange rassemblant tous ces essences; à chaque niveau de richesse spécifique, plusieurs combinaisons d'essences forestières sont comparées. Ainsi, toutes les essences sont représentées à tous les niveaux de richesse, avec dans la majorité des cas un minimum de deux répétitions par type de composition.

Au total 209 placettes ont été finalement sélectionnées. Chaque placette, située en forêt mature, est représentée par un carré de 50 mètres de côté. Dans chacune d'elle, des relevés de structure et de composition forestière ont été réalisés, puis mis à disposition des membres du projet sur un portail dédié (www.fundiveurope.eu).

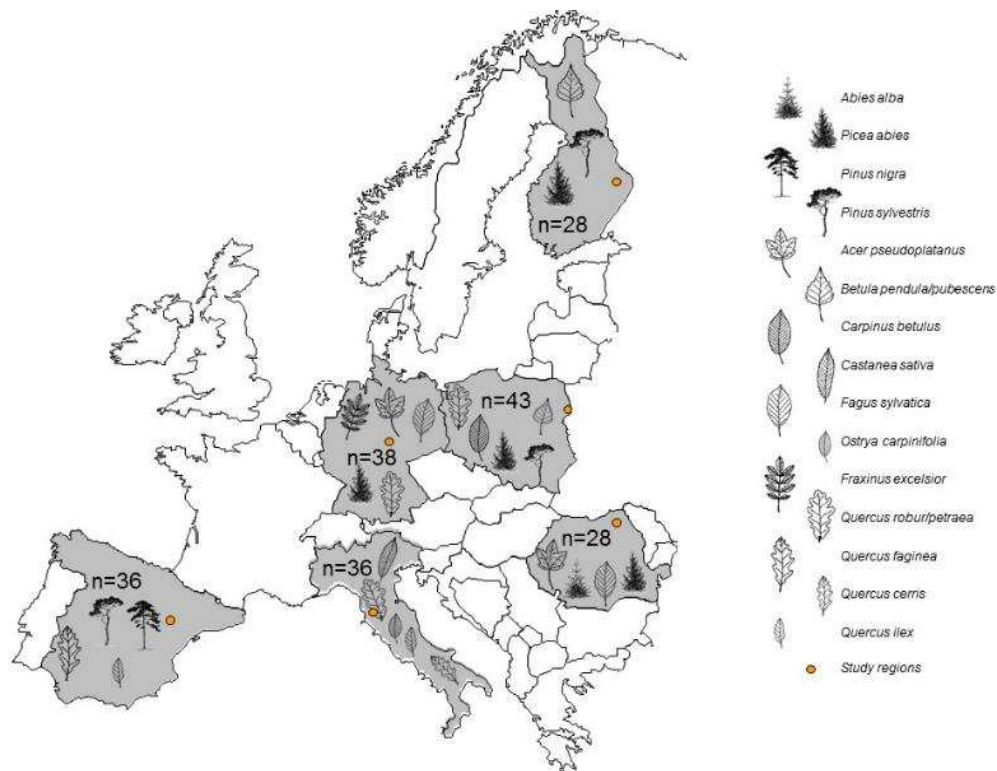


Figure 6 Localisation du réseau expérimental de placettes forestières du projet FunDivEurope, représentant les essences sélectionnées et le nombre de placettes par pays.

1.2.3 Les protocoles d'échantillonnage

Les chiroptères

Les chiroptères ont été échantillonnés à l'aide de détecteurs à ultrason automatiques de type SM2BAT, commercialisés par la société Wildlife acoustics, et équipés d'un microphone multidirectionnel (Figure 7). Ces enregistreurs placés au centre de la parcelle ont été programmés pour démarrer une heure avant le coucher du soleil jusqu'à une heure après le lever du soleil. Les conditions météorologiques défavorables aux relevés, tel que le vent, la pluie ou les températures inférieures à 10°C, ont été évitées (Parsons & Bat Conservation Trust, 2007). Les enregistreurs de type SM2BAT sont adaptés à l'enregistrement de l'ensemble des espèces dans un rayon d'environ 50 mètres (Adams et al., 2012) ce qui correspond à la surface des placettes du réseau FunDiv Europe (Baeten et al., 2013).



Figure 7 Enregistreur SM2BAT

Les enregistrements ont ensuite été triés « manuellement » (par l'écoute et la visualisation des sonogrammes) afin de supprimer les séquences parasites créés par l'environnement comme le bruit du vent, des feuilles ou des orthoptères. Cette étape bien que chronophage reste beaucoup plus fiable que l'utilisation de filtres automatiques (Clement et al., 2014). Les séquences ainsi filtrées ont fait l'objet d'une reconnaissance automatique à l'aide du Logiciel Sonochiro v3.2.3. Puis, chaque identification a été vérifiée à l'aide du logiciel Batsound v4.1 selon les méthodes publiées (Barataud & Tupinier, 2012; Russ, 2012). Les séquences de tentatives de capture de proie, ou buzzes, ont été également relevées (Schnitzler & Kalko, 2001 ; Figure 8).

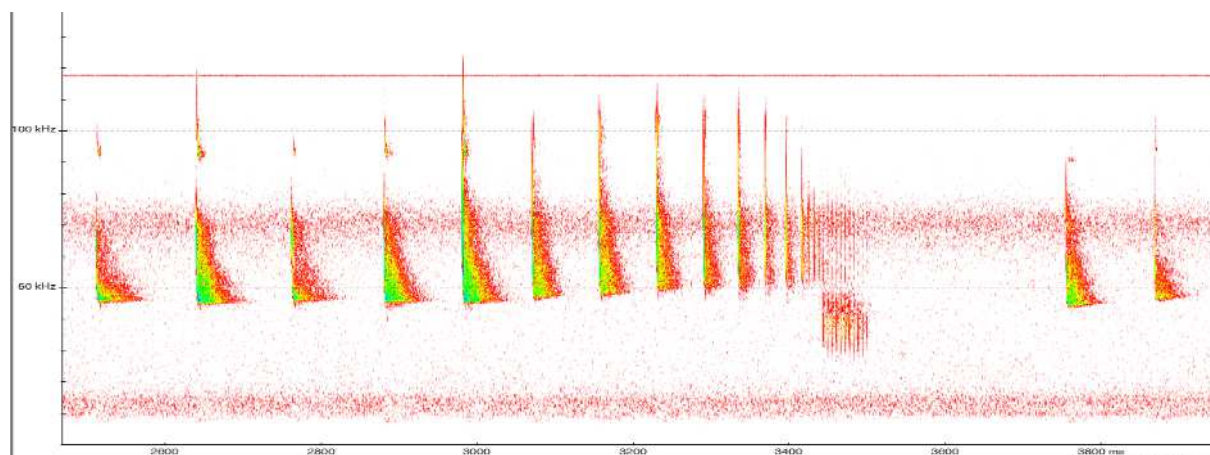


Figure 8 Spectrogramme d'une action de chasse (buzz) de pipistrelle commune *Pipistrellus pipistrellus* allemande.

Les chiroptères ont été échantillonnés au cours du printemps en suivant la phénologie de la végétation le long du gradient latitudinal (Tableau 1), exception faite de l'Espagne où les conditions météorologiques printanières n'ont pas permis une activité suffisante des chiroptères et ont donc fait l'objet d'un deuxième passage en été.

Tableau 1 Période d'échantillonnage dans les différents pays.

Relevés des chiroptères	Italie	Espagne	Roumanie	Allemagne	Pologne	Finlande
	Avril 2012	Juillet 2013	Mai 2013	Mai 2012	Juin 2013	Juin 2012

1.3 Enjeux et problématiques de la thèse

Déterminer les causes de la distribution et de l'abondance des organismes est une question majeure et ancienne en écologie (Krebs, 1978). Longtemps, les études ont décrit et tenté d'expliquer les variations à larges échelles (Andrewartha & Birch, 1954; Darlington, 1957). De nos jours, si les patrons de variation latitudinaux de la richesse et de la diversité sont bien décrits, l'identification des mécanismes sous-jacents fait encore largement débat et reste une question centrale de la macroécologie (Clarke & Gaston, 2006; Ferger *et al.*, 2014). L'abondance et l'organisation des communautés sont aussi déterminées à des échelles plus fines et notamment par les filtres d'habitat et les relations inter- et intra-spécifiques (Mehr *et al.*, 2011) (Figure 9). Ainsi, les filtres environnementaux agissent à différentes échelles spatiales sur les communautés animales en forêt, en partant de la parcelle et de ses caractéristiques telles que la composition en essences forestières, l'âge du peuplement, la complexité structurale, jusqu'à la proportion d'habitats forestiers dans une région, en passant par la taille et la répartition spatiale des îlots boisés dans le paysage (Økland *et al.*, 2006; Fletcher & Hutto, 2008; Vergara & Armesto, 2009; Boughy *et al.*, 2011). Mieux connaître les exigences écologiques des chiroptères et leurs processus de sélection d'habitats, à différentes échelles, permettrait de mieux comprendre leur rôle fonctionnel, les services écosystémiques qu'ils rendent et surtout d'élaborer des stratégies de conservation plus pertinentes (Ashrafi *et al.*, 2013).

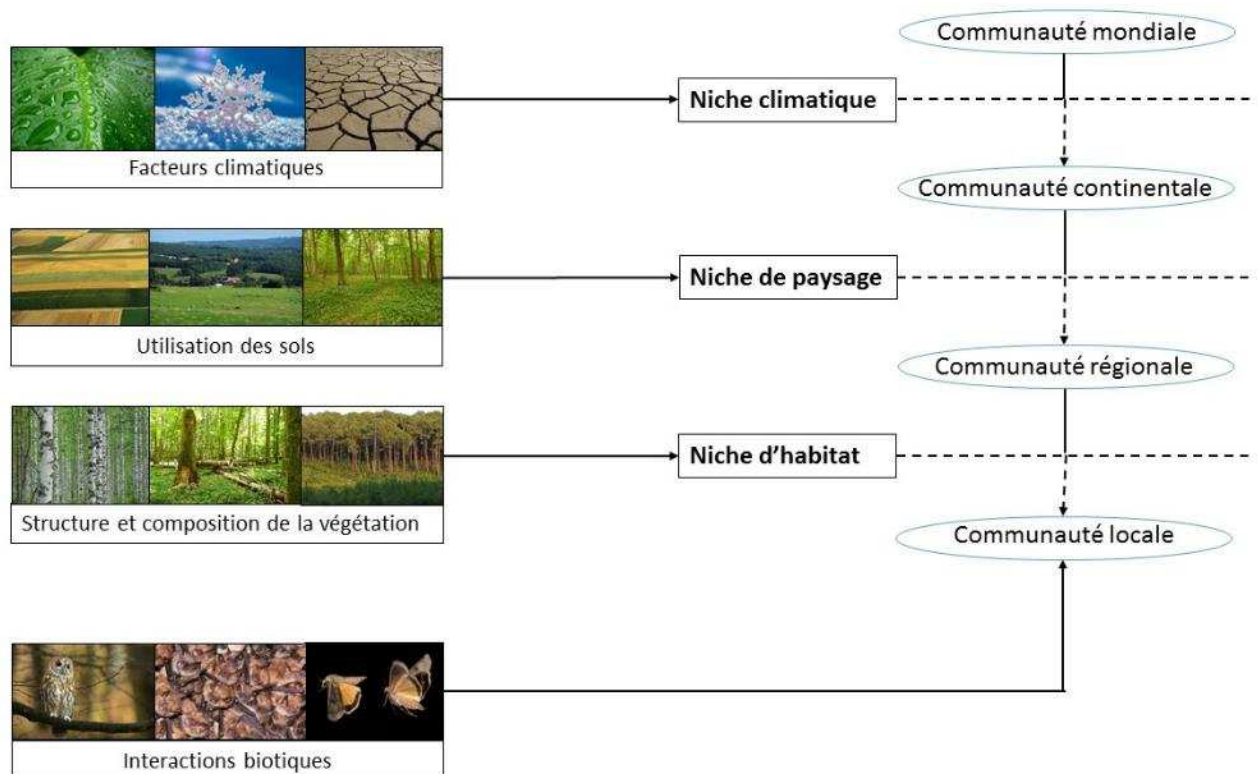


Figure 9 Assemblages des communautés par filtres hiérarchisés.

L'objectif de cette thèse est donc de comprendre comment les communautés de chiroptères forestiers se structurent selon trois échelles spatiales imbriquées : continentale, paysagère et locale. L'identification des processus et des effets des structures clés, dans les patrons de distributions des espèces, devrait permettre de mesurer les effets du climat et de la biodiversité sur les communautés de chiroptères et d'en déduire les enjeux pour la conservation des espèces et le maintien de services écosystémiques.

Les principales questions posées dans ce travail de thèse ont été dictées par le constat que les processus de distribution et d'organisation des communautés sont contraints par trois filtres environnementaux majeurs à des échelles multiples et hiérarchisées (Figure 10) (McGill, 2010) :

- 1) Le climat régional est un filtre qui influe fortement sur la répartition des espèces à large échelle : comment ce filtre interagit-il avec les facteurs d'organisation de niveaux inférieurs sur les diversités spécifiques et fonctionnelles des communautés de chiroptères forestiers en Europe ?
- 2) L'habitat modifie les communautés de chiroptères par le biais de l'abondance, de la diversité et de l'accessibilité aux ressources-clés que constituent les gîtes et les zones de chasse : comment ce filtre agit-il sur les communautés aux échelles locale et paysagère et ces effets sont-ils constants dans le temps et dans l'espace (stationnarité) ?
- 3) Les interactions entre proies et prédateurs influencent la répartition, l'abondance et la démographie de ces derniers à échelle locale et sans doute paysagère : comment les populations de chiroptères répondent-elles à l'abondance d'une espèce d'insecte-proie dans des paysages forestiers hétérogènes ?

L'introduction générale de ce manuscrit (chapitre 2) a été rédigée en vue d'être publiée comme une revue bibliographique traitant des relations documentées entre les chiroptères et la forêt en Europe. Le sujet et le plan de cette revue bibliographique ont été acceptés par l'éditeur en chef de la revue *Annals of Forest Science*. Après un rappel sur l'écologie et le statut des chiroptères forestiers en Europe, sont ensuite abordés les effets de la structure et de la composition des habitats forestiers sur les communautés de chiroptères, puis ceux de la composition et de la fragmentation des habitats à l'échelle du paysage. Enfin, les chiroptères sont envisagés dans les chapitres suivants comme des bioindicateurs potentiels et des pourvoyeurs de services écosystémiques en forêt.

Chacun des chapitres suivants présente des résultats rédigés en anglais sous forme d'articles scientifiques, qui testent successivement les hypothèses suivantes :

Chapitre 3 : les effets de la structure et de la composition forestière sur les communautés de chiroptères augmentent en magnitude vers le nord avec la rigueur climatique.

Chapitre 4 : la diversité en arbres modifie, à plusieurs échelles spatiales, la sélection d'habitat et l'organisation des communautés saisonnières de chiroptères.

Chapitre 5 : les structures-clés des habitats forestiers matures, dépendantes de la gestion forestière, sont déterminantes pour les espèces de chiroptères menacées en Europe.

Chapitre 6 : les réponses numériques et fonctionnelles des chiroptères à la densité des proies sont en mesure d'affecter la démographie d'un lépidoptère défoliateur.

Enfin, une discussion générale avec une mise en perspective des résultats (*chapitre 7*) permet de conclure sur des propositions de recherches futures et d'orientations de gestion pour la conservation des communautés de chiroptères dans les forêts européennes, tout en permettant de maintenir leur rôle fonctionnel de régulation des insectes ravageurs.

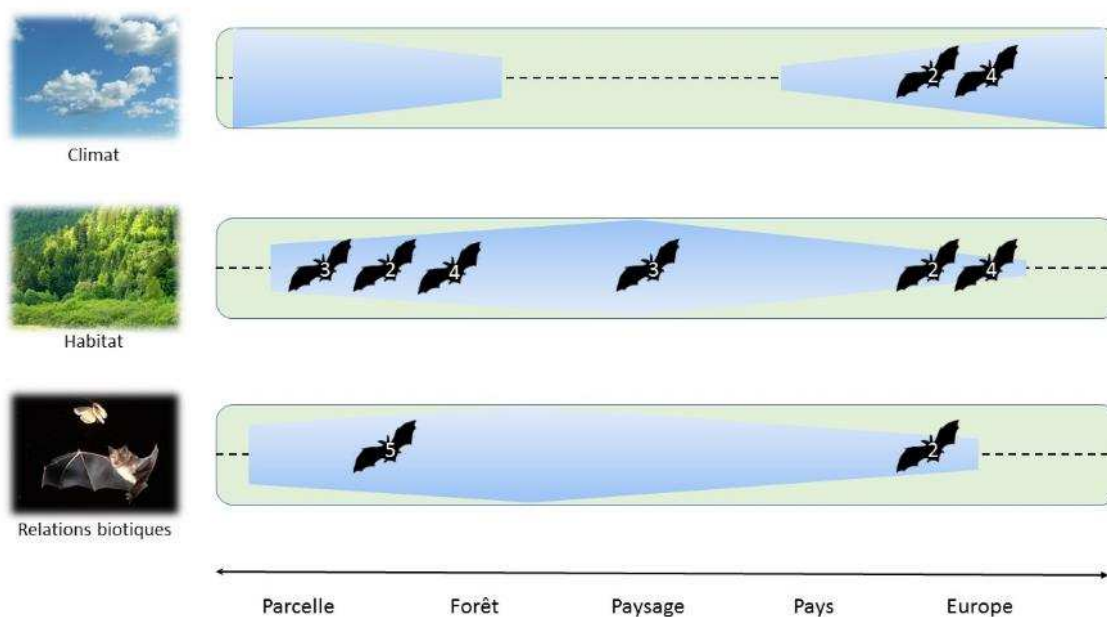


Figure 10 A quelles échelles les principaux facteurs qui contrôlent la répartition des espèces influent-ils ? Les numéros correspondent aux différents chapitres (d'après McGill, 2010). Cette figure sera reprise au début de chaque chapitre pour récapituler les échelles et les facteurs testés

2 La forêt pour les chiroptères ou les chiroptères pour la forêt ?

Forests for bats and bats for forests: a literature review of mutual ecological benefits between bats and forests in Europe

Yohan Charbonnier, Luc Barbaro, Hervé Jactel

in Prep. : Annals of Forest Science, proposition acceptée par l'éditeur en chef



2.1 Les chiroptères forestiers européens

2.1.1 Introduction

Les chiroptères sont l'un des plus anciens ordres de mammifères et probablement le plus diversifié du point de vue des adaptations physiologiques et comportementales, ce qui leur a permis de conquérir tous les écosystèmes, à l'exception des régions polaires (Kunz & Fenton, 2005). Avec plus de 1100 espèces à travers le monde (Kunz & Fenton, 2005), les chiroptères sont, après les rongeurs, le second ordre de mammifères en terme de diversité d'espèces (Stevens *et al.*, 2006). Cette valeur est probablement sous-estimée puisque de nombreuses espèces nouvelles sont régulièrement décrites. En Europe, malgré une connaissance ancienne de la faune chiroptérologique, certaines espèces ont été décrites récemment tel que le murin d'Alcathoe *Myotis alcathoe* en 2001 et d'autres sont en cours de description avec la séparation de plusieurs types chez le murin de Natterer *Myotis nattereri* (Puechmaille *et al.*, 2012). Les 43 espèces européennes actuellement connues utilisent une large gamme d'habitats de chasse et de gîtes, et sont capables de se déplacer sur de grandes distances pour rejoindre leurs habitats préférentiels (Russo *et al.*, 2010). Certaines espèces sont migratrices et les espèces sédentaires changent souvent de gîtes et d'habitats entre les périodes d'hibernation et de reproduction (Russo *et al.*, 2010) (Figure 11). Ces changements d'habitats qui surviennent à différentes échelles spatiales et temporelles en font des espèces qui peuvent être qualifiées de « multi-habitats » (Burel & Baudry, 1999).

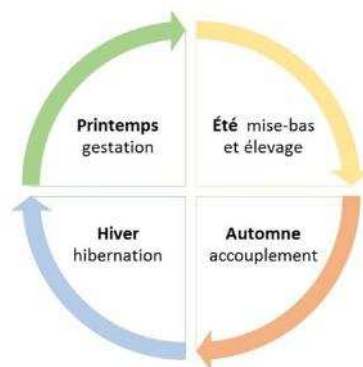


Figure 11 Cycle biologique annuel des chiroptères européens.

2.1.2 Statuts de conservation

Au cours des dernières décennies du vingtième siècle, presque toutes les espèces de chiroptères ont subi un sévère déclin en termes de densité de population et de répartition géographique (Kunz & Fenton, 2005; Dietz *et al.*, 2013). Une importante proportion des espèces mondiales de chiroptères présente désormais des statuts de conservation défavorables (IUCN Red list 2012). Le déclin des populations de chiroptères résulterait de différents facteurs tels que les changements climatiques, la transformation et la perte d'habitats favorables, les modifications et l'intensification des pratiques agricoles et sylvicoles conduisant à une diminution de la diversité et de l'abondance des ressources (Sattler *et al.*, 2007; Kerth & Melber, 2009; Mehr *et al.*, 2011).

Evaluer les exigences écologiques des différentes espèces d'une communauté est un prérequis indispensable à leur conservation.

Tableau 2 Statut de protection et de conservation des espèces de chiroptères de la Communauté Européenne. En rouge les espèces inscrites à l'annexe II de la directive Habitat. ,LR= risque faible, LC= Préoccupation mineure, NT=presque menacée, VU= vulnérable.

Nom français	Nom latin	Convention		Directive	Liste rouge UICN	
		Berne (annexe)	Bonn (annexe)	Habitats (annexe)	Monde	Europe
Petit rhinolophe	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	II	II	II+IV	LC	NT
Grand rhinolophe	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	II	II	II+IV	LR/NT	NT
Rhinolophe euryale	<i>Rhinolophus euryale</i>	II	II	II+IV	VU	VU
Rhinolophe de Méhely	<i>Rhinolophus mehelyi</i>	II	II	II+IV	VU	VU
Murin de Daubenton	<i>Myotis daubentonii</i>	II	II	IV	LR/NT	LC
Murin de Capaccini	<i>Myotis capaccinii</i>	II	II	II+IV	VU	VU
Murin des marais	<i>Myotis dasycneme</i>	II	II	II+IV	VU	NT
Murin à moustaches	<i>Myotis mystacinus</i>	II	II	IV	LR/NT	LC
Murin de Brandt	<i>Myotis brandtii</i>	II	II	IV	LR/NT	LC
Murin d'alcaïthoe	<i>Myotis alacthœ</i>	/	/	IV	/	DD
Murin de Bechstein	<i>Myotis bechsteinii</i>	II	II	II+IV	VU	VU
Murin de Natterer	<i>Myotis nattereri</i>	II	II	IV	LR/NT	LC
Murin à oreilles échancrées	<i>Myotis emarginatus</i>	II	II	II+IV	VU	LC
Grand murin	<i>Myotis myotis</i>	II	II	II+IV	LR/NT	LC
Murin du Maghreb	<i>Myotis punicus</i>	/	/	IV	DD	NT
Petit murin	<i>Myotis blythii</i>	II	II	II+IV	LR/NT	NT
Noctule commune	<i>Nyctalus noctula</i>	II	II	IV	LR/NT	LC
Noctule de Leisler	<i>Nyctalus leisleri</i>	II	II	IV	LR/NT	LC
Grande noctule	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	II	II	IV	LR/NT	DD
Sérotine commune	<i>Eptesicus serotinus</i>	II	II	IV	LR/NT	LC
Sérotine de Nilsson	<i>Eptesicus nilssonii</i>	II	II	IV	LR/NT	LC
Sérotine bicolore	<i>Vespertilio murinus</i>	II	II	IV	LR/NT	LC
Pipistrelle commune	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	III	II	IV	LC	LC
Pipistrelle pygmée	<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	/	/	IV	/	LC
Pipistrelle de Nathusius	<i>Pipistrellus nathusii</i>	II	II	IV	LR/NT	LC
Pipistrelle de Kuhl	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	II	II	IV	LC	LC
Vespère de savi	<i>Hypsugo savii</i>	II	II	IV	LR/NT	LC
Oreillard roux	<i>Plecotus auritus</i>	II	II	IV	LR/LC	LC
Oreillard gris	<i>Plecotus austriacus</i>	II	II	IV	LR/LC	LC
Oreillard montagnard	<i>Plecotus macrobullaris</i>	/	/	IV	/	NT
Barbastelle d'Europe	<i>Barbastella barbastellus</i>	II	II	II+IV	VU	VU
Minioptère de Schreibers	<i>Miniopterus schreibersii</i>	II	II	II+IV	LC	NT
Molosse de cestoni	<i>Tadarida teniotis</i>	II	II	IV	LR/LC	LC

En Europe, ce déclin global des populations et la raréfaction de certaines espèces ont conduit à la mise en place de mesures de conservation (Jones *et al.*, 2009; Müller *et al.*, 2013). Toutes les espèces de chiroptères européens sont strictement protégées par la loi. Elles sont inscrites à la convention de Berne et dans la directive européenne 92/43/EEC de la conservation des habitats naturels, de la faune et de la flore, dite "Directive Habitat". Les états membres de la Communauté Européenne sont donc tenus de connaître le statut des espèces et de veiller à leur conservation. Il est également de leur responsabilité de mettre en place des zones de conservation des espèces menacées inscrites à l'annexe II de cette directive (Temple & Terry, 2007). La Directive « Habitat » et le large réseau européen Natura 2000 sont donc des outils importants de conservation de la biodiversité en Europe (Becker & Encarnação, 2012).

Etant considérées comme rares et menacées en Europe, 12 des 43 espèces de chiroptères européens sont inscrites à l'annexe II de la Directive habitat-Faune-Flore (Tableau 2).

Les habitats fortement artificialisés ou anthropisés abritent des richesses spécifiques parfois comparables à celles observées dans les habitats semi-naturels, mais les assemblages d'espèces au sein des communautés sont généralement modifiés au détriment des espèces rares fortement dépendantes des forêts (Harvey & Gonzalez Villalobos, 2007). Beaucoup de ces espèces forestières semblent affectées par les pratiques forestières exploitant de gros volumes de bois, entraînant des coupes rases sur de larges surfaces et l'homogénéisation des parcelles via une structure équienne des plantations, ainsi que par le raccourcissement des rotations qui limite la disponibilité en vieux arbres à cavités (Patriquin & Barclay, 2003; Lacki *et al.*, 2007; Vonhof & Gwilliam, 2007; Bockerhoff *et al.*, 2008; Russo *et al.*, 2010).

La diversité et la richesse des communautés de chiroptères forestiers semblent fortement dépendantes des pratiques forestières.

De façon générale, il convient de comprendre l'importance des facteurs environnementaux qui agissent sur la richesse spécifique et la composition des communautés pour développer des mesures de conservation efficaces et pertinentes pour les chiroptères (Mehr *et al.*, 2011). Les facteurs qui dirigent la sélection des habitats de chasse et des gîtes par les individus et les multiples échelles spatio-temporelles auxquelles ces facteurs agissent sont également peu connus pour beaucoup d'espèces à enjeu de conservation. En outre, la réponse fonctionnelle des chiroptères à ces facteurs dépend d'une combinaison de traits d'histoire de vie rendant certains groupes fonctionnels d'espèces plus sensibles aux modifications de ces facteurs. Il existerait ainsi une corrélation entre le statut de conservation UICN des espèces (Temple & Terry, 2007) et la morphologie alaire : les espèces aux ailes plus larges, souvent des glaneuses exploitant des habitats denses, auraient des statuts de conservation en moyenne plus défavorables que leurs congénères d'habitats ouverts (Safi & Kerth, 2004). Ce type d'informations est donc fondamental à acquérir pour développer des stratégies de conservation adaptées aux caractéristiques fonctionnelles des espèces les plus sensibles (McConville *et al.*, 2013).

Identifier les réponses fonctionnelles des chiroptères aux modifications de leurs habitats est l'un des enjeux pour améliorer les stratégies de conservation et maintenir les services écosystémiques qu'ils procurent.

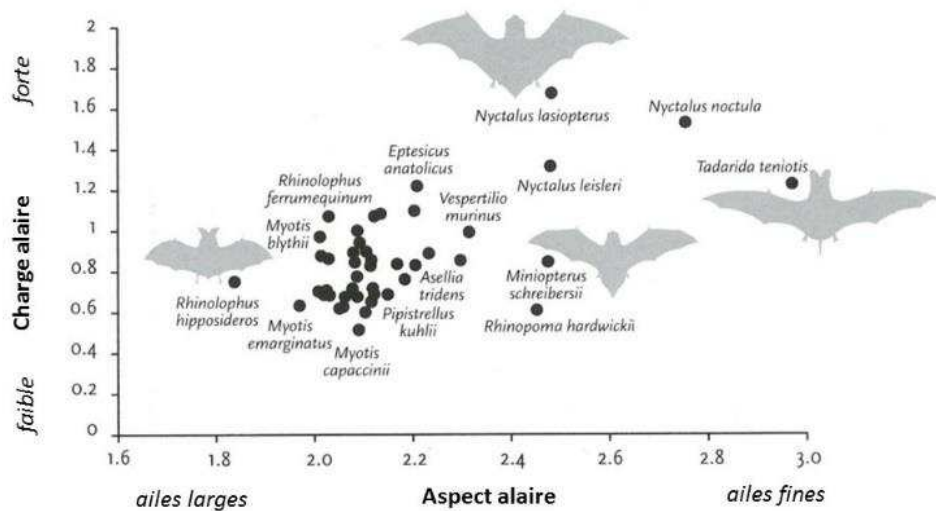


Figure 12 Relation entre charge ailaire (masse sur surface ailaire) et aspect ailaire (ratio longueur sur largeur ailaire) des chiroptères européens (d'après Dietz et al., 2009)

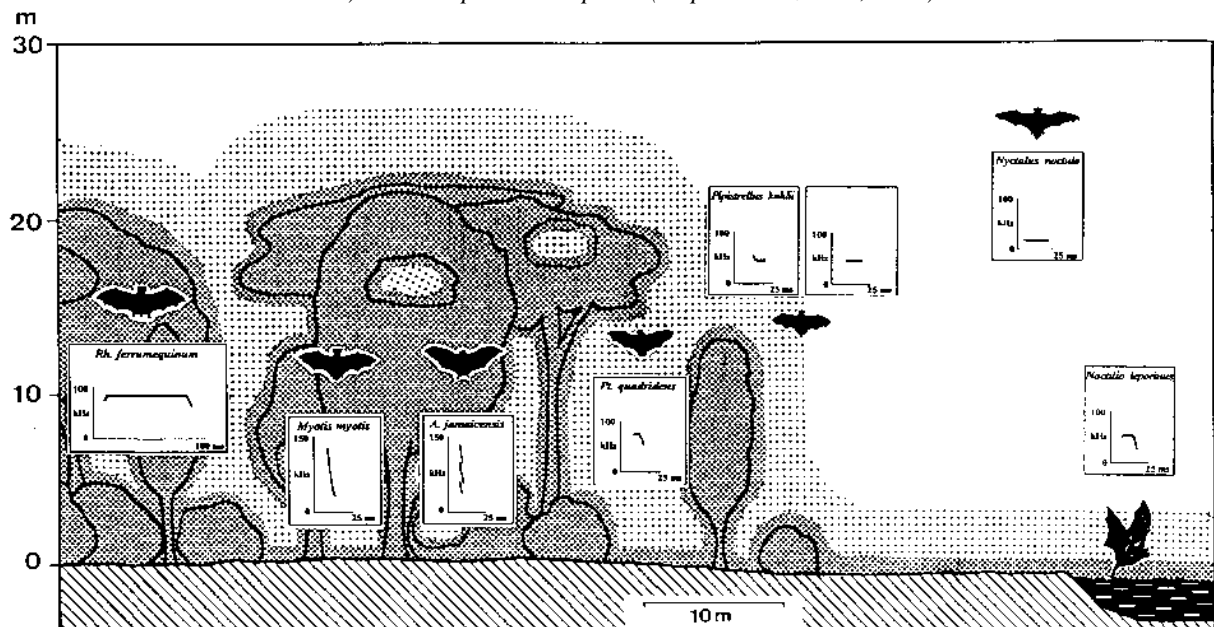


Figure 13 Relation entre la morphologie des espèces, la forme et la fréquence des écholocations (graphiques) et l'habitat de chasse (d'après Schnitzler & Kalko, 2001)

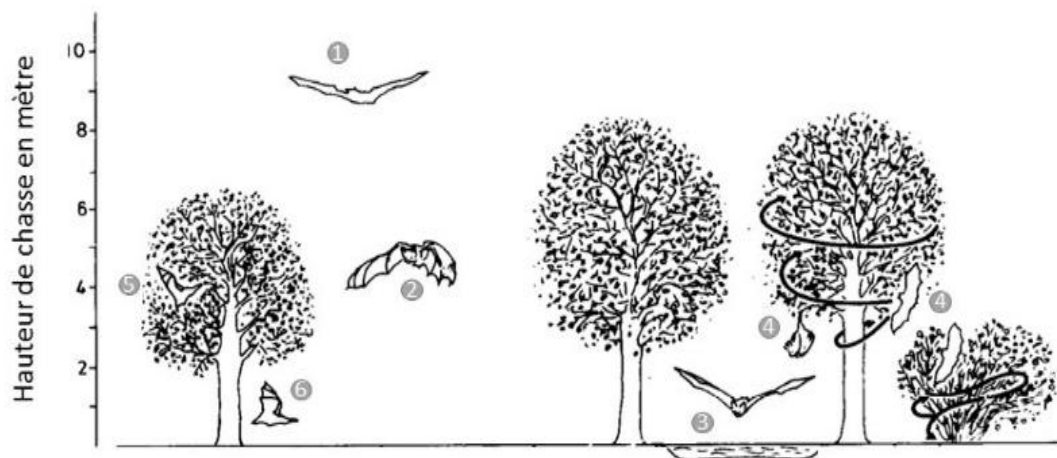


Figure 14 Différents modes de chasse des chiroptères européens (d'après Neuweiler, 1989). Chasse : (1) au-dessus de la canopée, (2) en zone ouverte dans la canopée, (3) à la surface de l'eau, (4) proche et dans le feuillage, (5) dans le feuillage, (6) au sol.

2.1.3 Régime alimentaire et mode de chasse

La gamme d'habitats de chasse utilisée en forêt est spécifique à chaque espèce et dépend de ses stratégies de chasse. Ces stratégies sont dictées par la morphologie, le type d'écholocation et le régime alimentaire des espèces (Sierro, 1999; Schnitzler *et al.*, 2003; Siemers & Schnitzler, 2004; Kaňuch *et al.*, 2008; Ashrafi *et al.*, 2011). Trois grands types fonctionnels sont reconnus dans la littérature : les espèces chassant principalement en milieu ouvert, celles exploitant majoritairement les zones de lisières entre habitat dense et milieu ouvert, et les espèces adaptées aux milieux denses (Schnitzler & Kalko, 2001; Schnitzler *et al.*, 2003; Kunz & Fenton, 2005; Müller *et al.*, 2013). Ainsi, le degré d'hétérogénéité spatiale de l'habitat local est un facteur important dans la sélection des habitats de chasse chez les chiroptères. Les espèces glaneuses exploitant les habitats denses et fermés tendent à avoir un faible ratio entre leur masse corporelle et leur surface alaire les rendant plus manœuvrables pour exploiter ces habitats en évitant les collisions avec la végétation (Schnitzler *et al.*, 2003; Jung *et al.*, 2012). Bien que la plupart des espèces forestières aient de faibles charges alaires, une faible modification de la taille corporelle peut avoir des conséquences significatives sur leur manœuvrabilité et donc sur leur capacité à exploiter les différents types d'habitats (O'Keefe *et al.*, 2014) (Figure 12).

De plus, ces espèces doivent faire face aux difficultés de perception de leur environnement car brouillée par un arrière-plan encombré (Schnitzler & Kalko, 2001). La capacité à chasser en zones fermées dépend donc également du type d'écholocations (Schnitzler *et al.*, 2003). Les écholocations de plus haute fréquence sont plus efficaces pour localiser les proies dans la végétation (Siemers & Schnitzler, 2004). Si certaines utilisent continuellement ce type d'écholocations, la plupart modifient leurs cris dans les contextes de végétation dense, en augmentant la fréquence, la largeur de bande balayée et en diminuant la durée des émissions (Fenton, 2011; Barataud & Tupinier, 2012; O'Keefe *et al.*, 2014). Comme alternative aux écholocations, certaines espèces sont également capables de chasser à l'ouïe en écoutant les bruits générés par leurs proies (Arthur & Lemaire, 2009; Dietz *et al.*, 2009; Siemers *et al.*, 2012). A l'inverse, les espèces chassant plus loin de la végétation, en milieux ouverts, ont des vols moins manœuvrables mais plus rapides et moins coûteux en énergie. Ces espèces sont généralement plus grosses, avec des ailes plus longues et plus fines (Menzel *et al.*, 2002; Jung *et al.*, 2012; Müller *et al.*, 2012, 2013). Ce type de morphologie est plus adapté aux poursuites rapides de proies après une détection à longue distance à l'aide d'écholocations plus longues et plus graves (Jung *et al.*, 2012) (Figure 13).

Le choix des sites d'alimentation se fait de façon hiérarchisée, déterminé en premier lieu par les adaptations morphologiques de l'espèce, puis par l'accessibilité des proies et enfin par leurs abondances.

La niche écologique :
Un concept multivarié, multi-échelle et dynamique

*En écologie, l'influence des facteurs environnementaux sur la répartition des organismes a trouvé un cadre conceptuel dans la théorie de la niche écologique proposée par Hutchinson (1957). **La niche écologique est la synthèse de toutes les interactions entre une espèce et son environnement**, intégrant les exigences écologiques des espèces et leurs rôles fonctionnels dans les communautés (Chesson, 2000).*

D'un point de vue formel, la niche écologique est un hypervolume dont chacune des dimensions correspond à une ressource représentée dans l'espace environnemental global. Ces différentes dimensions intègrent aussi bien des traits fonctionnels que des préférences climatiques ou d'habitat qui peuvent varier dans le temps et dans l'espace (Chase & Leibold, 2003). Il existe ainsi une relation d'interdépendance entre les différents axes de la niche écologique, comme par exemple, entre la niche d'habitat et la niche climatique, dont l'étude à l'échelle macro-écologique constitue un sujet de recherche très actuel (e.g., Barnagaud et al., 2013).

Deux paramètres principaux définissent l'espace occupé par la niche d'une espèce dans l'espace environnemental. Le premier est la position de son barycentre indiquant les ressources que l'espèce exploite de façon prioritaire. Le second représente la gamme de ressources exploitées, indiquant sa plus ou moins grande tolérance, que l'on nomme largeur de la niche (Hurlbert, 1978; Dolédec et al., 2000). La notion de spécialisation découle de cette largeur de niche, avec une dichotomie entre spécialistes et généralistes basée sur le compromis entre la capacité d'exploiter de nombreuses conditions environnementales et la performance d'utilisation de chacune d'elles (Clavel et al., 2010).

En Europe, la totalité des espèces de chiroptères est insectivore (Kunz & Fenton, 2005; Arthur & Lemaire, 2009; Dietz *et al.*, 2009). Les lépidoptères hétérocères étant parmi les insectes nocturnes les plus diversifiés, avec de nombreuses espèces ubiquistes et polyphages, ils représentent un groupe de proies parmi les plus consommées par les chiroptères (Dodd *et al.*, 2008). Beaucoup d'autres ordres d'arthropodes sont consommés tels que les diptères, les coléoptères ou les arachnides (Arthur & Lemaire, 2009; Dietz *et al.*, 2009). Le mode de chasse influence beaucoup le régime alimentaire des taxons de chiroptères (Figure 14). Certaines espèces sont très spécialisées, un seul type de proies pouvant constituer plus de 90% de leur régime alimentaire, comme les hétérocères chez la barbastelle d'Europe *Barbastella barbastellus* (Andreas *et al.*, 2011) ou les arachnides chez le murin à oreilles échancrées *Myotis emarginatus* (Goiti *et al.*, 2011), alors que d'autres comme la sérotine commune *Eptesicus serotinus* (Kervyn & Libois, 2008) sont beaucoup plus généralistes et opportunistes.

Le mode de chasse est également influencé par la prévisibilité des ressources alimentaires. Les espèces glaneuses exploitent des ressources plus stables en abondance et plus prévisibles. A l'inverse, les espèces qui chassent en milieux ouverts utilisent quant à elles des territoires plus larges pour compenser l'irrégularité spatiale et le caractère éphémère de la ressource (Kerth *et al.*, 2001; Dietz & Pir, 2009). Ces « espèces aériennes » sont plus sensibles aux dynamiques des populations d'insectes et aux conditions météorologiques. Néanmoins, ces espèces évoluant dans des environnements structurellement simples ont l'avantage de pouvoir détecter leurs proies à grandes distances sans être entravées par des limites de détection ou de déplacement (Ciechanowski *et al.*, 2007). Enfin, les variations saisonnières des proies et des besoins énergétiques des individus entraînent également des modifications du type de proies et des stratégies de chasse. Par exemple les femelles, en période d'élevage des jeunes, deviennent territoriales, ce qui entraîne une réduction de la taille de leurs domaines vitaux (Kerth *et al.*, 2001; Dietz & Pir, 2009; Hillen *et al.*, 2009).

Les proies consommées par les chiroptères dépendent des espèces, de leur mode de chasse et de la saison.

2.1.4 Les gîtes forestiers

La grande majorité des microchiroptères utilise des abris diurnes (Kunz & Fenton, 2005). Parmi la gamme de gîtes potentiels, les espèces montrent des préférences contrastées, dictées par leurs exigences physiologiques, comportementales, écologiques ou morphologiques (Kunz & Fenton, 2005). Plus de la moitié des espèces mondiales utilise la végétation comme gîtes, et plus spécifiquement les arbres (Kunz & Fenton, 2005). Indépendamment de l'identité de l'essence forestière, les vieux arbres, hauts et larges, sont préférés par beaucoup d'espèces de chiroptères (Lacki & Baker, 2003; Kalcounis-Ruppell *et al.*, 2005; Vonhof & Gwilliam, 2007) (Figure 15).

La forêt n'est pas utilisée qu'aux seules fins de recherche de nourriture, mais également comme lieu de gîtes privilégiés.



Figure 15 Photo du premier gîte arboricole de murin de bechstein (*Myotis Bechsteinii*) découvert en Gironde (photo à l'endoscope : Elyomis)

Les gîtes fournissent aux chiroptères des endroits sûrs pour élever leurs jeunes, hiberner, se reposer, digérer leur proies ou encore comme sites favorables aux interactions sociales telles que les accouplements (Dietz *et al.*, 2009; Napal *et al.*, 2009). Les individus passent plus de temps dans leurs gîtes qu'à l'extérieur, puisque certaines espèces en été peuvent y passer jusqu'à 20 heures chaque jour ou que certaines espèces, telles que les noctules, hibernent au sein de ces cavités arboricoles (Ruczyński *et al.*, 2010). Le choix d'un site adapté permet donc de limiter les coûts de thermorégulation, de recherche alimentaire, de réduire les risques de prédation et d'augmenter le taux de survie des jeunes (Crampton & Barclay, 1998; Kerth *et al.*, 2001; Kunz & Fenton, 2005; Vonhof & Gwilliam, 2007; Napal *et al.*, 2009). La situation du gîte, sa structure et son aspect déterminent les conditions microclimatiques qui influencent les coûts énergétiques des différents stades du cycle biologique comme l'hibernation ou encore la gestation et la lactation (Lacki & Baker, 2003; Russo *et al.*, 2004; Kunz & Fenton, 2005). L'environnement du gîte influence également le risque de prédation, la charge parasitaire, les relations sociales et les coûts énergétiques pour rallier les sites de chasse (Lacki & Baker, 2003; Russo *et al.*, 2004; Kunz & Fenton, 2005).

La sélection des gîtes par les chiroptères dépend de leurs caractéristiques physiques et de la nature des habitats environnants.

Les espèces arboricoles ne pouvant pas creuser ou modifier leurs cavités, elles dépendent donc de celles déjà existantes et donc des choix faits par les excavateurs primaires tels que les pics (Napal *et al.*, 2009; Cockle *et al.*, 2011). Si les cavités naturelles et les loges de pics restent les microhabitats les plus communément investies par les espèces arboricoles (Lučan *et al.*, 2009), les écorces décollées (Figure 16), les caries ou les cavités d'insectes saproxyliques sont régulièrement utilisées (Vonhof & Gwilliam, 2007; Regnery *et al.*, 2013). Comme pour les oiseaux forestiers (MacKay *et al.*, 2014), l'absence de ces microhabitats dans les forêts jeunes ou plantées est donc souvent un facteur limitant pour les chiroptères (Mehr *et al.*, 2011; Regnery *et al.*, 2013). Les individus semblent sélectionner préférentiellement les cavités dans les arbres morts ou mourants situés dans des secteurs riches en gîtes arboricoles (Crampton & Barclay, 1998; Ruczyński *et al.*, 2010). L'utilisation à long terme des mêmes gîtes est encore peu connue malgré leur rôle clé dans la dynamique des espèces forestières cavernicoles, en partie car le devenir des cavités de pics est incertain (Cockle *et al.*, 2011). Beaucoup de gîtes pourraient néanmoins être occupés plusieurs années consécutives par la même colonie, avec une probabilité de réutilisation corrélée positivement au volume de la cavité (Lučan *et al.*, 2009). Il

semblerait également que plusieurs espèces puissent se succéder au fil des ans dans une même loge. La fidélité aux gîtes varie en fonction des espèces et des types de gîtes. Généralement la fidélité au gîte est liée à sa pérennité et serait inversement proportionnelle à la disponibilité locale en gîtes. Ainsi, les espèces exploitant des gîtes abondants mais éphémères auraient tendance à en changer plus régulièrement (Russo *et al.*, 2004). En période d'élevage des jeunes, les femelles de certaines espèces changent de gîte en moyenne tous les 3 jours. Cette forte mobilité nécessite un nombre suffisant d'arbres favorables dans un secteur restreint pour permettre l'installation de colonies (Kunz & Fenton, 2005; Vonhof & Gwilliam, 2007). Ainsi, pour une espèce comme la barbastelle d'Europe un groupe d'une douzaine de femelles allaitantes auraient besoin sur un mois de plus de 18 gîtes différents (Russo *et al.*, 2004). Outre un évitement de la prédation et du parasitisme, ces changements de gîtes permettent les relations sociales entre les différents membres d'une colonie, répartis en sous-groupes qui se mélangent régulièrement dans différents arbres, selon une dynamique de fission-fusion (Siemers & Kerth, 2006; Vonhof & Gwilliam, 2007; Fleischmann & Kerth, 2014).

La disponibilité en gros arbres sénescents et riches en microhabitats doit être suffisamment élevée et concentrée spatialement pour permettre l'établissement des colonies.



Figure 16 Ecorce décollée d'un Pin maritime mort accueillant une colonie de parturition de barbastelle d'Europe dans un paysage largement composée de feuillus.

Les préférences sur les caractéristiques des gîtes sont spécifiques et s'effectuent à plusieurs échelles spatiales emboîtées allant de la cavité elle-même au paysage environnant (Lacki & Baker, 2003; Russo *et al.*, 2004, 2010; Kunz & Fenton, 2005). Les gîtes jouent un rôle crucial dans l'écologie des chiroptères et leur disponibilité potentielle peut affecter, non seulement l'abondance et la richesse spécifique des communautés, mais aussi leur répartition spatiale (Russo *et al.*, 2004; Napal *et al.*, 2009). Même si aucune étude n'a encore directement montré que les changements d'abondance et de viabilité des populations suivent le déclin du nombre d'arbres gîtes potentiels, la conséquence la plus logique de cette altération d'habitat, déjà vérifiée pour les oiseaux (Cockle *et al.*, 2011), est une diminution de la capacité d'accueil des forêts. La destruction de gîtes par l'exploitation forestière pourrait donc être un des facteurs majeurs du déclin des populations (Dietz & Pir, 2009).

La connaissance des mécanismes de sélection des gîtes aux différentes échelles spatiales par les espèces de chiroptères arboricoles représente une question de conservation majeure.

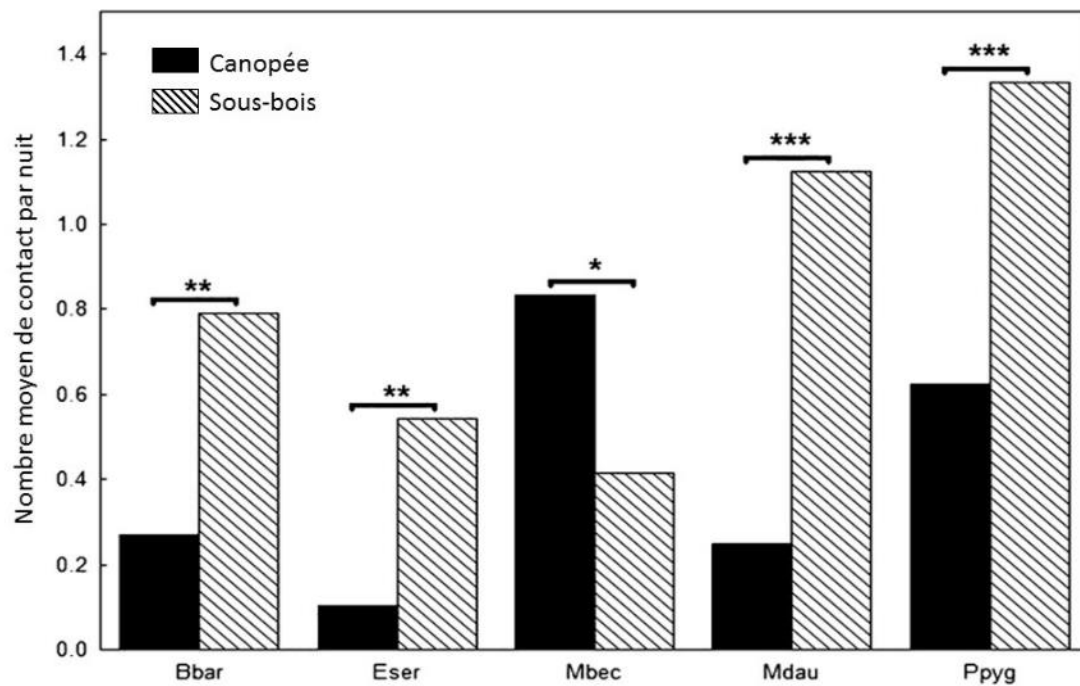


Figure 17 Activité moyenne de différentes espèces de chiroptères en fonction de la strate (d'après Plank et al., 2012). Bbar= barbastelle d'Europe, Eser= sérotine commune, Mbec= murin de Bechstein, Mdau= murin de Daubenton, Ppyg= pipistrelle pygmée.

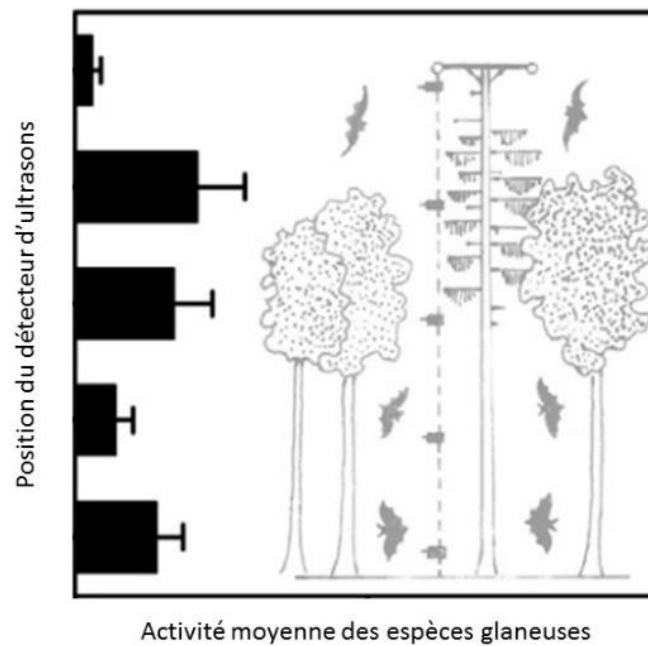


Figure 18 Activité des espèces glaneuses en fonction des différentes strates (d'après Müller et al., 2013).

2.2 Effets de la structure et de la composition forestière sur les chiroptères

L'hétérogénéité structurelle des forêts à plusieurs échelles emboîtées est un facteur prédominant de la diversité, de la richesse spécifique et de l'abondance de nombreux taxons animaux incluant les invertébrés et les vertébrés (Bradbury et al., 2005; Barbaro et al., 2007; Müller & Brandl, 2009; Müller et al., 2009; Simonson et al., 2014). L'hétérogénéité structurale détermine en grande partie la qualité de l'habitat pour les animaux en influençant la disponibilité et l'accessibilité de ressources telles que les gîtes ou les proies, l'exposition aux prédateurs et les conditions microclimatiques (Kalcounis et al., 1999; Kalcounis-Ruppell et al., 2005; Kunz & Fenton, 2005; Jung et al., 2012). La structure des habitats affecte aussi largement les déplacements des animaux, ce qui est particulièrement important pour les chiroptères qui doivent naviguer par écholocation dans un espace en trois dimensions (Jung et al., 1999, 2012). La composition spécifique des forêts et leur degré de mélange influent fortement, eux aussi, sur les conditions climatiques locales (Porté et al., 2004) et sur la diversité et la disponibilité des ressources (Castagneyrol & Jactel, 2012; Larrieu et al., 2014; Müller et al., 2014). Les caractéristiques de l'habitat influencent en particulier la biomasse, la diversité et la distribution des proies et donc la qualité de l'habitat forestier pour les chiroptères (Russo & Jones, 2003; Müller et al., 2012).

La structure et la composition de la végétation forestière influent fortement sur les patrons de richesse spécifique, d'abondance et de structure des communautés de chiroptères à plusieurs échelles emboîtées.

2.2.1 Effets de la structure et de la composition forestière sur l'activité des chiroptères

Les espèces utilisent les différentes strates végétales des forêts allant du sous-bois aux zones ouvertes au-dessus des canopées (Jung *et al.*, 1999, 2012; Kalcounis *et al.*, 1999; Plank *et al.*, 2012; Müller *et al.*, 2013) (Figure 17). Quelques études ont montré un effet positif de la hauteur, de l'hétérogénéité et de la structure des canopées, la grande majorité soulignant l'importance de la strate du sous-bois dans l'activité des chiroptères (Jung et al., 1999, 2012; Owen et al., 2004; Titchenell et al., 2011; Müller et al., 2013) (Figure 18). Le volume occupé par la strate buissonnante entre 2 et 6 mètres ressort comme étant la variable la plus influente sur l'activité globale des chiroptères (Adams *et al.*, 2009; Smith & Gehrt, 2010). En effet, au-delà d'un seuil de densité évaluée à 17m³ de buissons par hectare (Titchenell *et al.*, 2011), l'activité diminue fortement. Un plus grand encombrement spatial obstrue les routes de vol et interfère avec les écholocations réduisant l'efficacité de chasse des chiroptères (Schnitzler & Kalko, 2001; Titchenell *et al.*, 2011). La structure et la composition de la végétation des zones boisées est donc d'une grande importance dans l'identification de la qualité et de la disponibilité des habitats.

La complexité de l'habitat est un des filtres qui ségrègent les espèces dans l'espace entre celles qui peuvent exploiter des milieux denses et celles qui l'évitent sauf quand elles peuvent y trouver un gain énergétique.

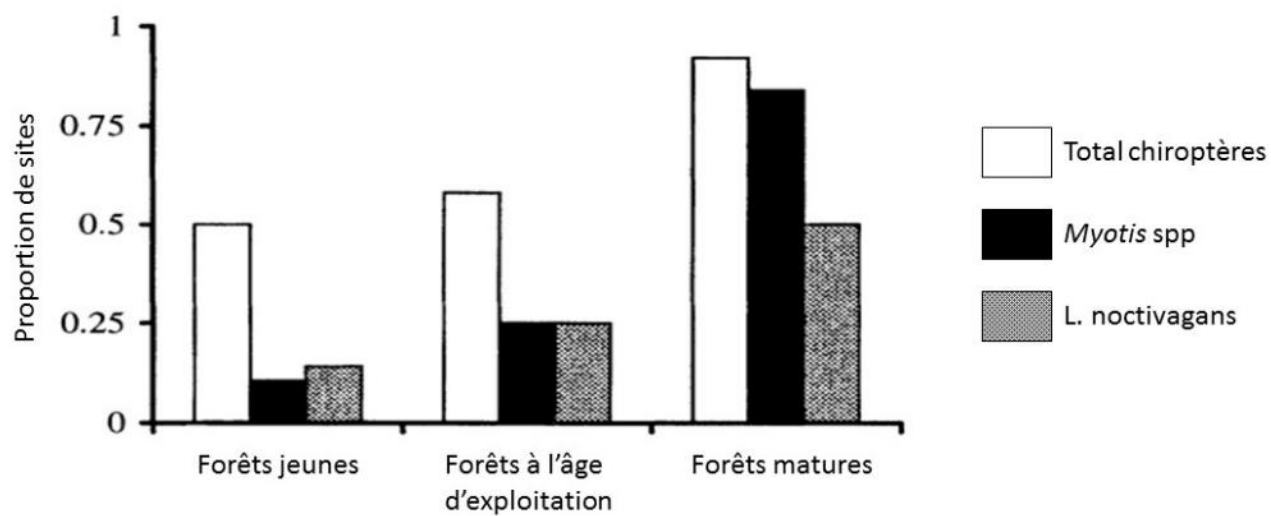


Figure 19 Proportion de parcelles d'âge différents dans lesquelles a été détecté au moins un contact de chiroptère au Canada (d'après Crampton & Barclay, 1998).

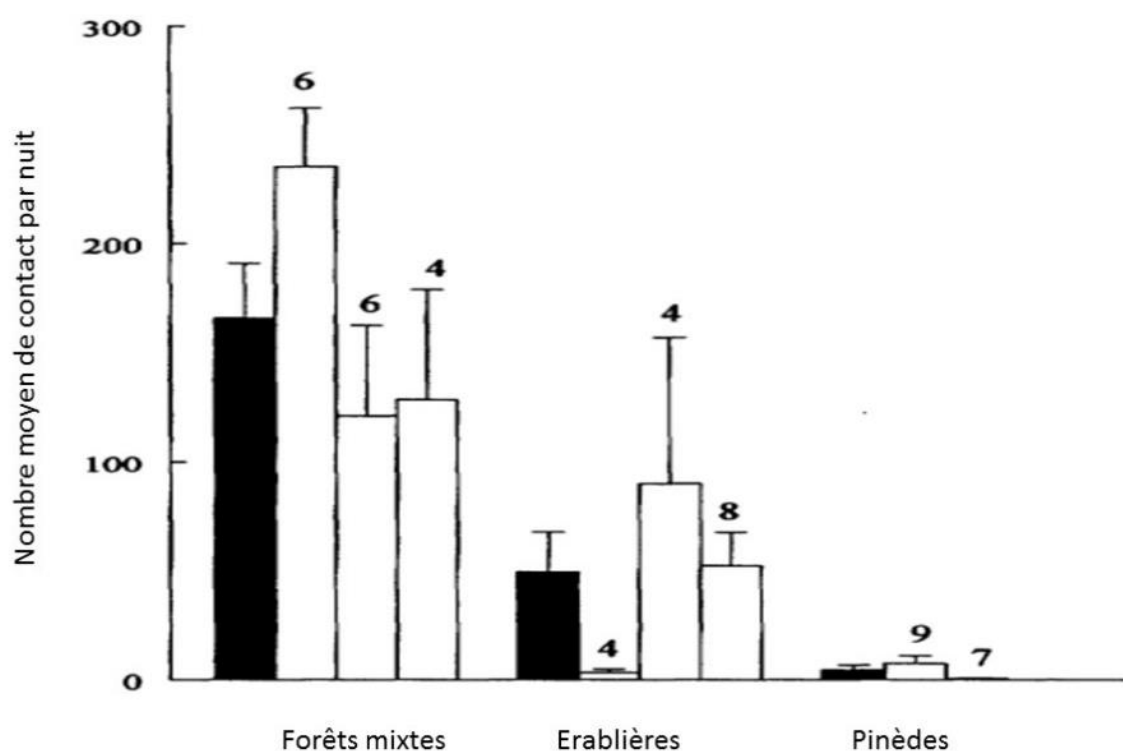


Figure 20 Activité de différentes espèces de chiroptères en fonction du degré de mixité de la composition forestière dans le nord du Canada (d'après Kalcounis et al., 1999)

Bien que le concept de qualité de l'habitat dépende de besoins spécifiques à chaque espèce, en général les forêts matures sont des zones propices aux chiroptères (Lacki *et al.*, 2007; Fuentes-Montemayor *et al.*, 2013) (Figure 19). Ces vieux peuplements ont généralement un sous-bois moins encombré avec une plus grande densité d'arbres mourants, offrant un plus grand nombre de gîtes potentiels aux chiroptères que les peuplements jeunes (Crampton & Barclay, 1998; Lacki *et al.*, 2007; Dodd *et al.*, 2012). Un effet positif important de l'âge du peuplement a également été identifié (Crampton & Barclay, 1998; Erickson & West, 2003; Kaňuch *et al.*, 2008), comme pour d'autres taxons forestiers (Barbaro *et al.*, 2005). Enfin, l'ouverture de la canopée des parcelles matures, conduisant à un peuplement peu dense, accroît l'attractivité du site en offrant plus de possibilités de vol (Erickson & West, 2003). Parmi les parcelles non exploitées, une étude suggère que la disponibilité en arbres morts n'est pas une variable prédominante pour une espèce de chiroptères (la barbastelle d'Europe), car cette ressource pourrait alors ne pas être limitante (Jung *et al.*, 1999). Néanmoins cette hypothèse reste à tester à l'échelle des communautés et sur des secteurs géographiques plus larges.

De par leurs structures, les forêts matures semblent être un habitat primordial pour un grand nombre d'espèces, mais les facteurs explicatifs ne sont pas encore tous élucidés.

Entre différents types de forêts matures, les chiroptères ont généralement une activité significativement plus importante dans les peuplements mixtes que dans les peuplements purs, indépendamment des essences qui les composent (Kalcounis *et al.*, 1999; Russ & Montgomery, 2002) (Figure 20). Néanmoins, l'activité de nombreuses espèces semble significativement plus importante dans les boisements de feuillus (Entwistle *et al.*, 1996). Peu d'espèces exploitent les plantations de conifères (Kalcounis *et al.*, 1999; Russ & Montgomery, 2002) alors même que ces habitats sont largement répandus (Boughey *et al.*, 2011). Cette préférence des arbres feuillus est probablement liée à leur plus grande richesse en insectes (Entwistle *et al.*, 1996; Russ & Montgomery, 2002; Boughey *et al.*, 2011) et plus globalement à leur plus grande hétérogénéité de structure (Barbaro *et al.*, 2005). De plus, cette structuration plus complexe peut également agir comme brise vent dans les environnements exposés, ce qui augmente l'activité des insectes (Verboom & Huitema, 1997; Verboom & Spoelstra, 1999; Merckx *et al.*, 2010), et offre un abri contre les prédateurs aériens (Boughey *et al.*, 2011).

L'activité de chasse est affectée par la composition et la diversité des essences et sans doute aussi par le degré de mixité des peuplements.

L'impact négatif de l'encombrement des habitats forestiers sur l'activité de chasse des espèces résulte entre autres de la diminution de leurs capacités de détection et de déplacement (Titchenell *et al.*, 2011). La structure de l'habitat, pour certains auteurs (Morris *et al.*, 2010; Dodd *et al.*, 2012; Müller *et al.*, 2012), serait plus importante que l'abondance de proies dans le processus de sélection d'habitat par les chiroptères. Néanmoins, augmenter l'hétérogénéité de la structure forestière augmente généralement l'abondance des insectes et donc la disponibilité des proies (Jung *et al.*, 2012). Une végétation dense sert de refuge aux insectes et augmente la disponibilité de leurs plantes hôtes, qui sont deux facteurs déterminants dans la répartition spatiale et la densité des insectes. De plus, la richesse et l'abondance en insectes sont également associées à celles des plantes d'un point de vue taxonomique et fonctionnel (Dodd *et al.*, 2012). Les boisements feuillus accueilleraient ainsi une plus grande diversité d'insectes-proies que les peuplements de conifères. L'abondance des lépidoptères hétérocères, par

exemple, est plus importante dans les grandes forêts de feuillus bien connectées avec un sous-bois dense (Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012, 2013; Johnson & Lacki, 2013; Summerville, 2013). La structure et la composition de la végétation semblent donc être de bons indicateurs de la disponibilité et de l'accessibilité des proies pour les chiroptères (Müller *et al.*, 2012). En outre, les insectes en milieu ouvert sont plus rares, plus dispersés avec une abondance plus difficile à prévoir que les insectes des habitats à végétation dense (Müller *et al.*, 2012).

Les chiroptères doivent réaliser un compromis entre peu de proies facilement accessibles dans les environnements simples ou une plus grande abondance de proies moins accessibles dans les environnements encombrés.

Les pratiques sylvicoles modifient largement la structure, la composition, la disponibilité en microhabitats ou encore l'abondance et la diversité des insectes des forêts (Haddad *et al.*, 2009; Müller & Brandl, 2009; Müller *et al.*, 2010; Jung *et al.*, 2012). En Europe, l'hétérogénéité structurelle des peuplements forestiers exploités est souvent simplifiée à l'extrême (Jung *et al.*, 2012). La gestion forestière et les pratiques sylvicoles qui favoriseraient ces critères par une sélection des arbres à abattre, une gestion de la densité du sous-bois et une replantation de mélanges d'espèces augmenteraient l'activité des chiroptères dans les forêts de plantation (Jung *et al.*, 1999).

Mieux appréhender les effets de la structure et de la composition des peuplements forestiers sur l'activité des chiroptères est indispensable pour le développement de stratégies de gestions forestières durables.

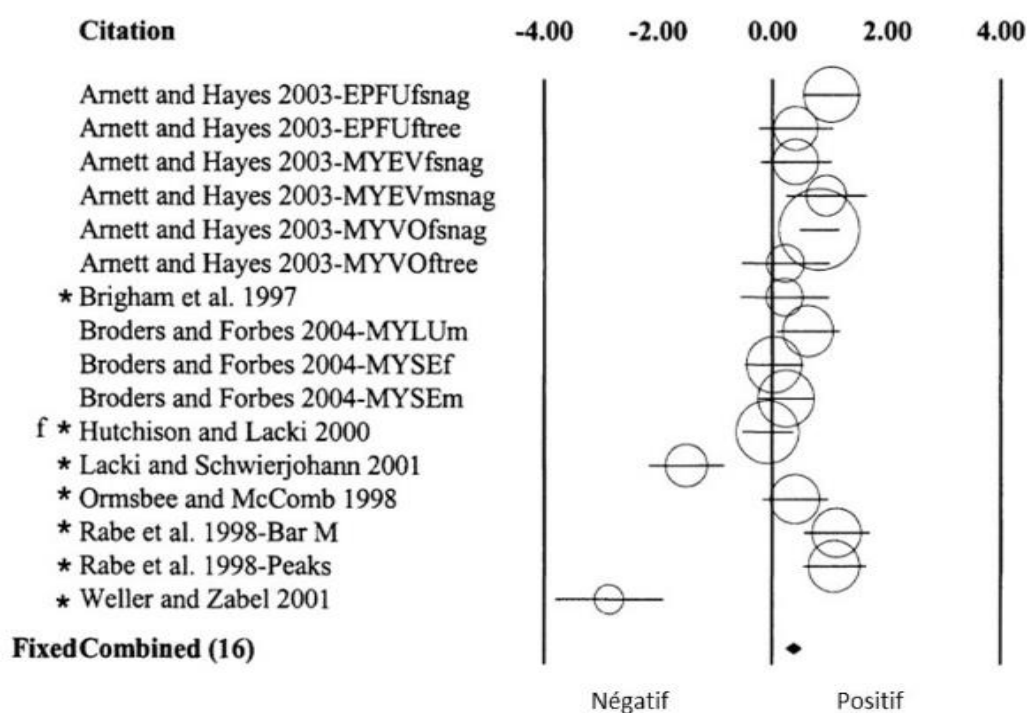


Figure 21 Effect sizes de la méta-analyse de Kalcounis-Ruppell *et al.*, 2005 représentant l'effet de la densité en arbres morts dans les parcelles sur la probabilité de présence du gîte de différentes espèces.

2.2.2 Effets de la structure et de la composition forestière sur le choix des gîtes

Les chiroptères, contraints par un site de reproduction fixe, sont confrontés à des compromis multi-échelles entre les exigences écologiques de leurs gîtes et celles de leurs territoires de chasse (Lundy *et al.*, 2012). De ce fait, l'activité de chasse des espèces est souvent plus grande à proximité des gîtes (Entwistle *et al.*, 1996; Bontadina *et al.*, 2002; Boughey *et al.*, 2011) suggérant une plus grande influence de la composition de l'environnement directement proche du gîte que de la composition du paysage à l'échelle des domaines vitaux (Boughey *et al.*, 2011) pouvant atteindre une dizaine de kilomètres de rayon pour des espèces mobiles comme la noctule de Leisler *Nyctalus leisleri* (Arthur & Lemaire, 2009). L'environnement immédiat du gîte influence également l'exposition à la prédation, la charge parasitaire, les relations sociales et les coûts énergétiques des vols pour rallier les sites de chasse (Lacki & Baker, 2003; Russo *et al.*, 2004; Kunz & Fenton, 2005).

Dans l'environnement proche du gîte, la densité d'arbres morts à l'hectare, la proximité de l'eau et la distance à la lisière forestière sont des facteurs importants.

A l'échelle de la parcelle forestière, la sélection des gîtes dépend des espèces et peut changer au cours des saisons (Kerth *et al.*, 2001; Ruczyński & Bogdanowicz, 2008; Ruczyński *et al.*, 2010). Néanmoins, en zone tempérée, la sélection des arbres gîtes semble assez homogène entre espèces, qui privilégient toutes, les arbres les plus grands et les plus vieux (Erickson & West, 2003; Lacki *et al.*, 2007; Ruczyński *et al.*, 2010). Cette préférence pour des gros arbres est probablement liée à leur plus grande capacité à contenir des microhabitats favorables aux espèces cavernicoles (Adams *et al.*, 2009; Regnery *et al.*, 2013; Larrieu *et al.*, 2014) (Figure 22). En outre, ils sont généralement situés dans de vieilles forêts contenant une plus grande proportion d'arbres matures qui réduisent la densité d'arbres et ouvrent la canopée (Vonhof & Gwilliam, 2007) (Figure 21). Les grands arbres offrent aussi des bénéfices énergétiques associés à un niveau plus faible d'encombrement et une plus grande exposition au soleil. D'autre part, en émergeant de la canopée, ils peuvent offrir un repère spatial et un accès plus facile aux gîtes. Les cavités des gros arbres offrent des températures plus chaudes et plus stables que celles situées dans des arbres plus petits, ce qui est bénéfique tout autant aux jeunes qu'aux adultes (Kerth *et al.*, 2001; Kunz & Fenton, 2005; Lacki *et al.*, 2007). Enfin, l'organisation sociale des larges colonies au travers du comportement de fission-fusion nécessite une concentration importante d'arbres gîtes potentiels dans les parcelles (Kerth *et al.*, 2001, 2011; Popa-Lisseanu *et al.*, 2008). Ainsi, les vieilles forêts qui possèdent en générale une plus grande densité, et donc proximité entre les arbres gîtes, favorisent les espèces arboricoles fortement labiles.

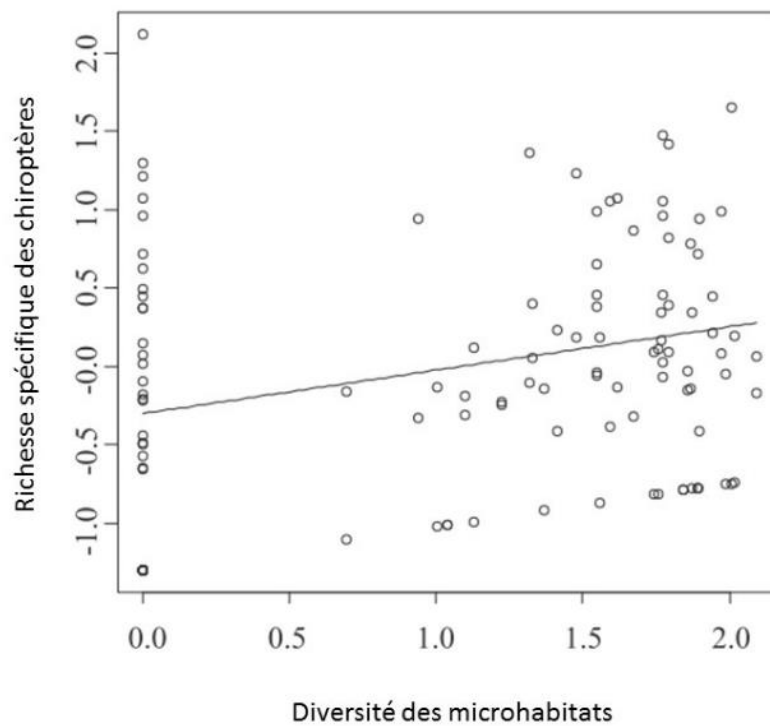


Figure 22 La richesse spécifique des chiroptères augmente avec la diversité des microhabitats (indice de Shannon sur les différents types de microhabitats par parcelle) (d'après Regnery et al., 2013).

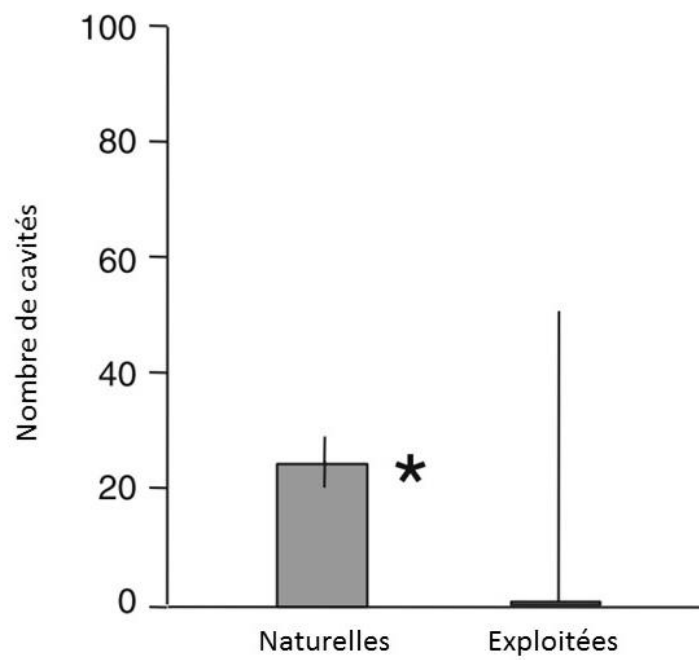


Figure 23 Nombre de cavités en forêts naturelles d'un parc national italien et en forêts exploitées en périphérie du parc (d'après Russo et al., 2010).

Le choix préférentiel des boisements feuillus ou mixtes au détriment des conifères pour l'installation du gîte (Becker & Encarnação, 2012), provient de la capacité des espèces d'arbres feuillus à accueillir plus de microhabitats et de garder une écorce solide même si le bois interne pourri, favorisant ainsi la formation de cavités durables (Kalcounis & Brigham, 1998)). Beaucoup d'espèces sélectionnent également des gîtes dont le trou est situé dans une végétation peu dense facilitant l'accès en vol et l'ensoleillement, caractéristiques plus communes des boisements feuillus (Vonhof & Gwilliam, 2007; Napal *et al.*, 2009). A l'échelle du paysage, les espèces semblent conserver cette préférence marquée pour les boisements feuillus. La situation des gîtes semble en effet être reliée à la distance aux boisements feuillus les plus proches et aux paysages avec la plus grande quantité de feuillus alentour (Boughey *et al.*, 2011). Les plantations de conifères sont de ce fait très peu utilisées mais peuvent cependant l'être par certaines espèces lorsqu'il existe de fortes disponibilités en gîtes (Boughey *et al.*, 2011). Dans ce cas, ce sont souvent les mâles isolés, ayant moins de contraintes énergétiques, qui exploitent plus ou moins régulièrement les conifères (Perry & Thill, 2007). Les moindres contraintes imposées aux mâles leur permettent également d'utiliser des gîtes dans des environnements plus denses et moins ensoleillés (Perry & Thill, 2007).

Malgré les différences entre sexes et entre espèces, les feuillus matures à l'échelle de la parcelle ou du paysage sont privilégiés dans le choix des gîtes, mais le degré d'utilisation des plantations de conifères reste à préciser pour beaucoup d'espèces.

La probabilité de présence de gîtes potentiels étant largement reliée aux arbres matures, aux vieilles forêts et à la densité d'arbres morts (Jung *et al.*, 1999; Erickson & West, 2003), la conservation des chiroptères est souvent incompatible avec les intérêts à court terme des exploitants forestiers. Les arbres dépérissants ou morts sont souvent perçus comme des sources possibles de maladie ou de ravageurs pour les arbres sains menaçant la production (Bouget & Duelli, 2004). De plus, la non-exploitation des vieux arbres peut constituer une perte économique importante. En réduisant le nombre et le réseau de gîtes disponibles et en modifiant la structure et la composition de leurs environnements proches, les parcelles exploitées diminuent fortement les opportunités d'installation des populations chiroptérologiques (Jung *et al.*, 1999) (Figure 23). De ce fait, les pratiques sylvicoles impactent également les populations de chiroptères forestiers en réduisant la disponibilité d'une deuxième ressource que sont les gîtes (Menzel *et al.*, 2002; Vonhof & Gwilliam, 2007; Loeb & Waldrop, 2008; Adams *et al.*, 2009; Ruczyński *et al.*, 2010; Law *et al.*, 2011; Titchenell *et al.*, 2011).

Dans les boisements exploités, la sélection individuelle des arbres et la préservation des arbres matures, sénescents et morts pourraient être des mesures de conservation efficaces pour les chiroptères.

Néanmoins, il reste d'importantes incertitudes sur les processus de sélection des gîtes, probablement liées à la difficulté de localiser précisément les gîtes arboricoles (Napal *et al.*, 2009) et au fait que la majorité des études sur le sujet ont été réalisées en Amérique du nord ou en Australie, où la dynamique des cavités est très différente de celle des forêts européennes (Cockle *et al.*, 2011). Outre le fait d'être peu nombreuses, les études en Europe se sont principalement focalisées sur les forêts plantées, les petits parcs urbains ou encore les nichoirs artificiels. Par conséquent, la connaissance sur le choix des gîtes en forêt naturelle ou gérée reste très sommaire pour le vieux continent (Kaňuch *et al.*, 2008; Napal *et al.*, 2009; Ruczyński *et al.*, 2010).

2.2.3 Effets de la structure et de la composition forestière sur les communautés

Un thème central en écologie des communautés est de comprendre quels facteurs environnementaux déterminent la structure des communautés et à quelle échelle ces facteurs contrôlent la composition et la diversité spécifique (Wiens, 1989). Parmi ces facteurs, le climat, l'habitat et les interactions spécifiques semblent jouer les rôles les plus importants (McGill, 2010). Le climat contrôle la distribution des espèces et les abondances locales. L'habitat offre des ressources limitées et crée des conditions microclimatiques qui influent sur la valeur sélective des individus. Enfin, les interactions spécifiques, qu'elles soient positives (mutualisme) ou négatives (compétition), modifient les règles d'assemblage et la distribution des espèces (Macarthur, 1965). Ces trois facteurs sont à même de modifier les communautés à différentes échelles. Par exemple, le climat influence à large échelle alors que l'habitat influe plus à échelle locale.

Pour appréhender la structure des communautés, il convient de considérer simultanément les échelles spatiales et les différents facteurs de contrôle sur des gradients explicites.

A une échelle locale, la structure et la composition des communautés de chiroptères sont influencées essentiellement par la disponibilité en gîtes (Lacki & Baker, 2003; Kaňuch *et al.*, 2008) et en habitats de chasse (Walsh & Harris, 1996; Jung *et al.*, 1999; Kusch *et al.*, 2004; Kaňuch *et al.*, 2008; Zahn *et al.*, 2010). Une plus grande diversité des arbres forestiers offre une grande variété de gîtes et d'habitats de chasses potentiels (Kalcounis *et al.*, 1999) qui agissent comme des filtres d'habitats sur les communautés de chiroptères (Adams *et al.*, 2009; Jung *et al.*, 2012). Ainsi, ajouter une approche fonctionnelle, en complément des indices de richesse et de diversité, permet de mieux comprendre les processus d'assemblages des communautés et les conséquences des filtres écologiques (Mayfield *et al.*, 2010; Monnet *et al.*, 2014).

La complexité structurale des différents types d'habitat limite le nombre d'espèces capables de s'y déplacer et de s'y nourrir efficacement.

En fonction de leur plus ou moins grande diversité de structure, les boisements accueillent toutes les catégories de tolérance à l'encombrement des chiroptères (Patriquin & Barclay, 2003; Boughey *et al.*, 2011). Si la présence des espèces de chiroptères est fortement liée à la structure forestière (Ford *et al.*, 2005; Plank *et al.*, 2012), les communautés des forêts tempérées ne s'organisent pas en fonction des strates forestières, contrairement à celles des forêts tropicales (Kalcounis *et al.*, 1999; Plank *et al.*, 2012). Les communautés de chiroptères sont le plus souvent similaires entre les différentes strates, mais présentent, selon les espèces, des niveaux d'activité très différents entre les strates (Plank *et al.*, 2012). Certaines espèces montrent des préférences nettes entre la canopée et le sous-bois, même si ces préférences peuvent varier au cours de la saison.

L'organisation en trois dimensions de la végétation influence fortement l'occurrence, l'activité et la composition spécifique des communautés de chiroptères. Peu d'études ont explicitement essayé de séparer les effets de chaque facteur à différentes échelles sur les communautés de chiroptères.

2.3 Effets du paysage forestier sur les chiroptères

Les processus évolutifs et écologiques agissent conjointement sur les règles d'assemblage des communautés à différentes échelles spatiales (Weiher & Keddy, 2001). Le pool d'espèces régional (diversité gamma) est déterminé en grande partie par des processus à long terme contraignant les espèces à s'adapter progressivement à leur environnement par le biais des mécanismes de l'évolution (Duchamp & Swihart, 2008). A une échelle plus restreinte que le continent, l'occupation du sol est supposée avoir un effet plus important que le climat sur la richesse spécifique et la composition des communautés (Figure 24) (Mehr *et al.*, 2011) mais des recherches récentes suggèrent que ce sont les interactions entre le climat et l'utilisation du sol qui seraient prédominantes (Barnagaud *et al.*, 2013). Ainsi, la diversité des assemblages chiroptérologiques semble influencée par la structure et la composition paysagère qui reflètent les capacités d'accueil des milieux, c'est à dire du nombre et de la taille des colonies qui peuvent exploiter la zone (Gorresen & Willig, 2004). Dans une région donnée, les différences entre paysages peuvent conduire à des différences importantes de composition des communautés (Swihart *et al.*, 2006). A une échelle encore plus fine, les relations entre les chiroptères et leurs habitats reflètent les décisions prises par les individus dans le choix d'un gîte, d'une zone de chasse ou dans la délimitation de leur domaine vital (Bellamy *et al.*, 2013).

Les processus d'organisation des communautés changent suivant les échelles. A l'échelle régionale (ou méso-échelle) les caractéristiques du paysage sont primordiales, en interaction ou non avec les variables climatiques.

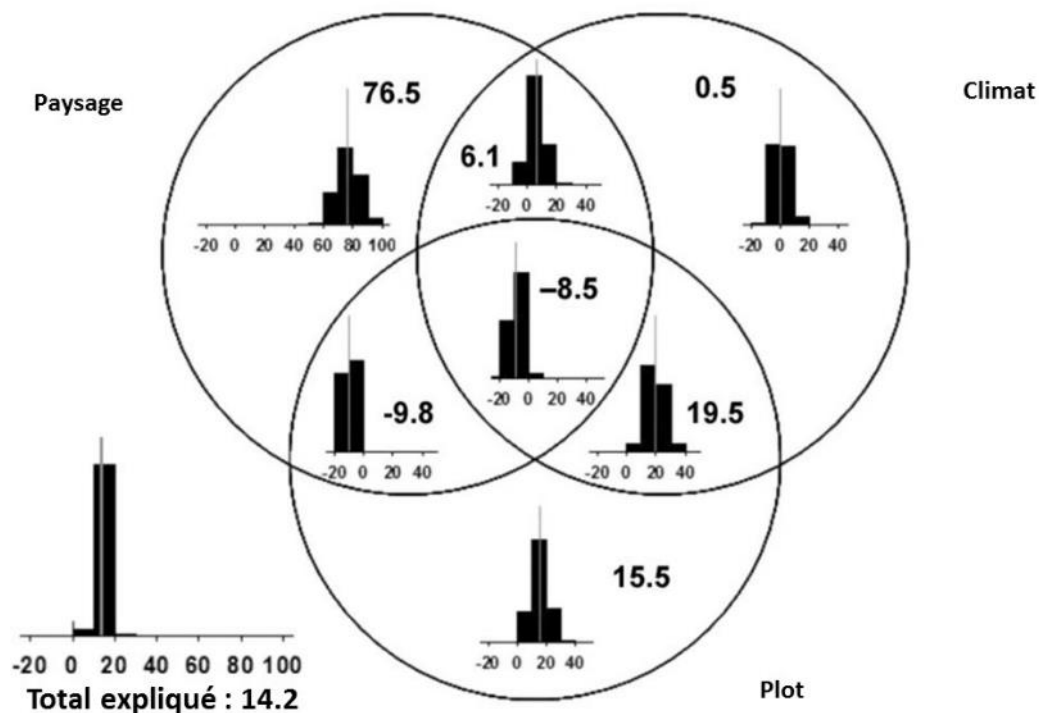


Figure 24 Répartition de variance du pourcentage de variance expliquée de trois facteurs expliquant la richesse chiroptérologique à partir de données issues de grilles systématiques recouvrant la totalité de la Bavière (d'après Mehr *et al.*, 2011).

Les systèmes forestiers ont été fortement impactés par une réduction de leur superficie, avec une perte d'environ 50% à l'échelle mondiale au cours des trois derniers siècles (FAO, 2012). En Europe, à l'Holocène, la majorité du continent était recouverte de grandes forêts naturelles (Svenning, 2002; Dietz *et al.*, 2013) qui ont depuis été largement remplacées par des fragments dégradés et isolés dans une matrice agricole (Fuentes-Montemayor *et al.*, 2013). Historiquement, les feux, tempêtes, inondations ou les pullulations d'insectes ravageurs créaient des mosaïques d'habitats en forêt (Hansson, 1992). Désormais, ce sont le plus souvent les perturbations anthropiques, comme l'exploitation forestière, l'urbanisation ou l'agriculture, qui contribuent à morceler les forêts (Patriquin & Barclay, 2003). Ces activités humaines modifient l'écosystème indigène créant un nouveau filtre environnemental à travers lequel la sélection naturelle opère. Ces changements se produisent généralement à des vitesses auxquelles les organismes longévifs sont incapables de s'adapter, induisant à terme la perturbation des processus écologiques qui, historiquement, ont présidé à la structuration des communautés (Duchamp & Swihart, 2008). De plus, les changements climatiques en cours peuvent accélérer ou ralentir l'effet de ces perturbations en modifiant, par exemple, les préférences thermiques moyennes des espèces qui composent ces communautés (Devictor *et al.*, 2010; Barnagaud *et al.*, 2013).

En Europe, les communautés de chiroptères ont subi des changements significatifs depuis l'Holocène en raison de la fragmentation et de la réduction des surfaces de forêts naturelles au profit des terres agricoles et de l'urbanisation.

À l'échelle du paysage, l'utilisation de gîtes particuliers pourrait dépendre de la distance aux secteurs de chasse comme de la qualité de l'habitat environnant (Erickson & West, 2003; Ethier & Fahrig, 2011). Les ressources alimentaires sont souvent éloignées des gîtes, aussi de nombreuses espèces de chiroptères font-elles régulièrement des navettes de plusieurs kilomètres au cours de la nuit. Les petites espèces de chiroptères chassent le plus souvent à une distance de 1 à 3 km de leur gîte et rarement à plus de 6 (Bellamy *et al.*, 2013). Les plus fortes relations avec les variables environnementales sont donc typiquement observées aux petites échelles spatiales (100–500 m), ce qui correspond aux tailles des domaines vitaux (Bellamy *et al.*, 2013). A l'échelle du paysage toujours, du fait de leur grande mobilité, les chiroptères forestiers ont tendance à être plutôt spécialisés dans le choix des habitats environnant leurs gîtes et plutôt opportunistes dans le choix de leurs habitats de chasse (Ethier & Fahrig, 2011). Les traits de vie des espèces déterminent donc leurs réponses à la structure et à la composition du paysage (Duchamp et Swihart 2008), ainsi des espèces chassant en milieux ouverts favoriseront des gîtes situés dans des boisements largement entourés de zones ouvertes, à l'inverse d'espèces glaneuses qui favoriseront les gîtes se trouvant dans des matrices paysagères très forestières.

Les espèces de chiroptères répondent différemment à l'hétérogénéité des mosaïques paysagères, à plusieurs échelles spatiales, déterminant de manière combinée la structure et l'organisation des communautés.

Récemment, les études à l'échelle du paysage se sont concentrées sur les pertes d'habitats et l'intensification des pratiques agricoles et sylvicoles (Razgour et al 2011; Murphy et al 2012; Jung et al 2012). Néanmoins, l'effet de beaucoup de métriques de configuration du paysage telles que l'organisation spatiale, la taille ou la connectivité des fragments d'habitats n'a peu ou pas été étudié en milieu tempéré (Dietz *et al.*, 2013).

2.3.1 Effets de la fragmentation et de la taille des fragments forestiers

La fragmentation des habitats naturels est l'un des facteurs les plus souvent associés aux taux élevés d'extinction des espèces et à la perte de la diversité biologique (Wilcox & Murphy, 1985; Fahrig, 2003; Fuentes-Montemayor *et al.*, 2013). La fragmentation réduit la quantité d'habitat ou isole les populations (Hanski *et al.*, 1995), modifiant ainsi le comportement des individus (Hargis *et al.*, 1999), les interactions entre espèces (Aizen & Feinsinger, 1994), et les processus écosystémiques tels que la dispersion des graines ou la stabilité des écosystèmes (Herrera & García, 2010; Sarmiento *et al.*, 2014). La conversion des forêts en terres agricoles ou en zones urbaines conduit à la fois à une réduction de la couverture forestière et à un changement dans la configuration spatiale des fragments restants (Fahrig, 2013). Pour ces raisons, l'effet de la fragmentation des habitats sur les populations et les communautés est devenu un thème central en biologie de la conservation et en écologie du paysage (Gorresen *et al.*, 2005).

Les changements dans la structure et la composition du paysage modifient fortement l'abondance et la distribution des communautés de chiroptères.

Dans les paysages anthropisés, la diminution de la superficie ou de la connectivité des habitats auxquels la morphologie, le type d'écholocation et le comportement alimentaire des espèces sont adaptés, est préjudiciable pour les espèces qui en dépendent (Frey-Ehrenbold *et al.*, 2013). Certaines études montrent en effet que la perte ou la fragmentation des habitats forestiers ont un effet négatif sur l'abondance et la distribution des chiroptères (Law *et al.*, 1999; Duchamp & Swihart, 2008). Les rares études menées en milieux tempérés tendent à inférer que la présence de certaines espèces de chiroptères et leur succès reproducteur pourraient être négativement affectés par ces modifications anthropiques des paysages (e.g., Tink *et al.*, 2014). Ainsi, la perte d'habitat est souvent plus préjudiciable aux espèces forestières spécialisées comme le murin de Bechstein (Gorresen & Willig, 2004). Néanmoins, d'autres études, essentiellement en forêt tropicale, montrent un faible effet positif de la fragmentation sur quelques espèces de chiroptères (Estrada & Coates-Estrada, 2002; Klingbeil & Willig, 2010; Estrada-Villegas *et al.*, 2011; Fuentes-Montemayor *et al.*, 2013), notamment celles adaptées à chasser en milieu ouvert et qui peuvent ainsi bénéficier d'une augmentation de la surface de zones de chasse favorables dans les paysages (Grindal and Brigham 1999), notamment agricoles (Verboom & Huitema, 1997).

La gamme des espèces, des guildes trophiques et des régions géographiques utilisées dans les études précédentes rendent impossible la généralisation de leurs résultats sur l'effet de la fragmentation en Europe.

Dans les paysages où les ressources sont à proximité les unes des autres, l'abondance de chiroptères devrait être plus élevée que dans les paysages où les ressources sont séparées par de grandes distances (Law *et al.*, 1999; Ethier & Fahrig, 2011). La richesse spécifique quant à elle dépend en grande partie des processus spatiaux, agissant à l'échelle du paysage, comme la complémentation de ressources entre habitats adjacents (Dunning *et al.*, 1992). En général, une augmentation de l'hétérogénéité spatiale devrait conduire à une plus forte probabilité de complémentation entre les types d'habitats, induisant une augmentation de la richesse spécifique (Tews *et al.*, 2004; Ethier & Fahrig, 2011). Plusieurs études ont mis en évidence que l'abondance et la richesse des chiroptères sont plus élevées dans les paysages où les habitats

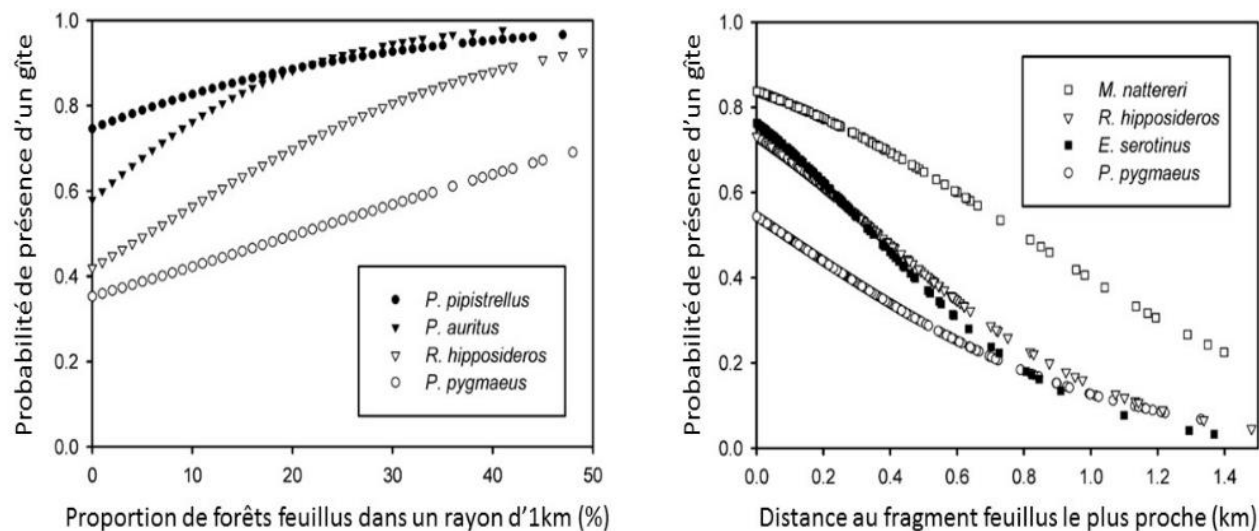


Figure 25 Probabilité de présence d'un gîte pour différentes espèces anglaises de chiroptères en fonction de la quantité ou de la distance des forêts de feuillus (d'après Boughey et al., 2011).

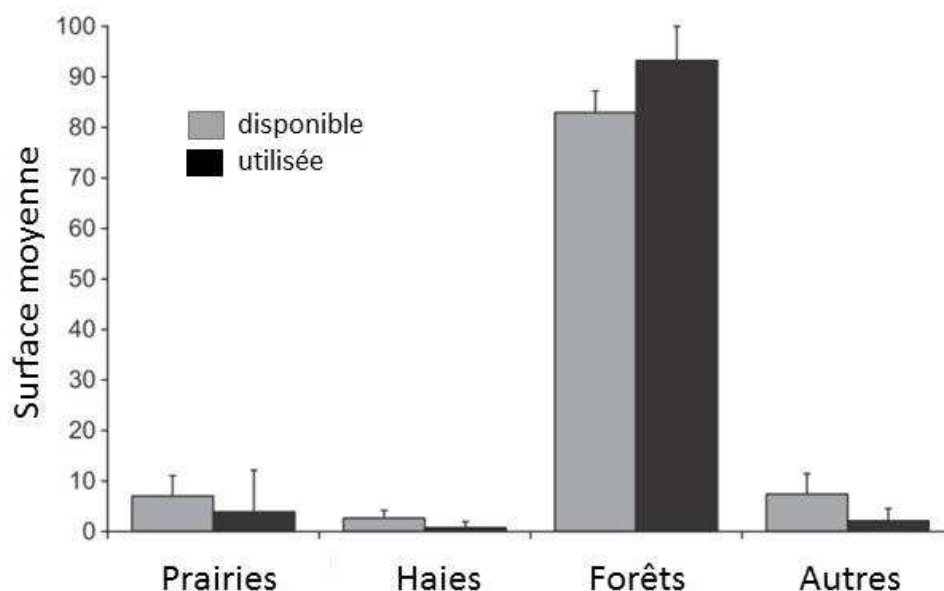


Figure 26 Utilisation de différents habitats par le Petit rhinolophe en fonction de leurs disponibilités dans un paysage peu fragmenté d'Autriche (d'après Reiter et al., 2013).

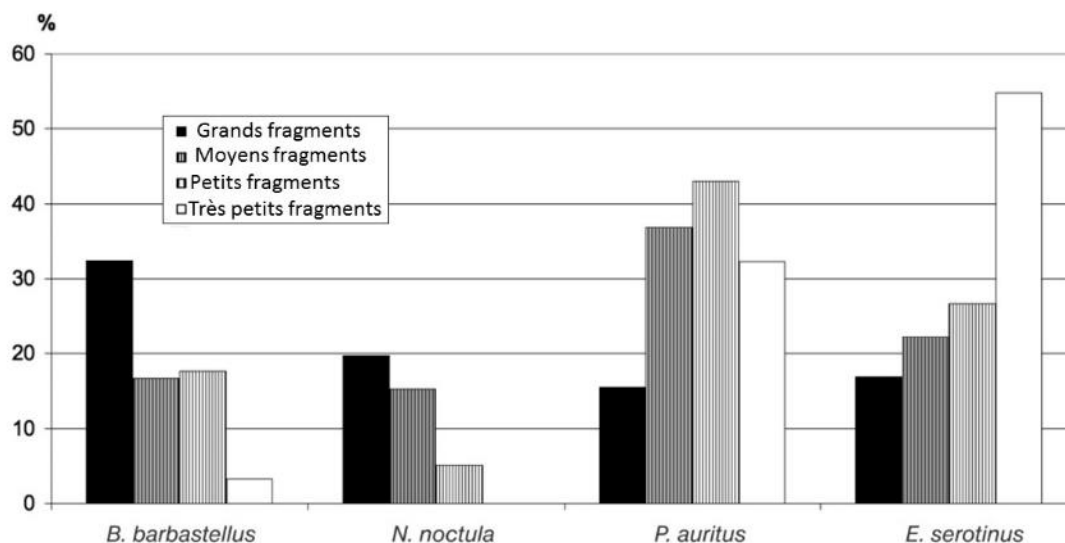


Figure 27 Pourcentage d'activité de différentes espèces de chiroptères européens dans des fragments forestiers de superficie différente dans une matrice agricole en Pologne (d'après Lesinski et al., 2007).

forestiers et non forestiers sont mélangés, probablement en raison de cette disponibilité accrue des ressources et de leur plus grande proximité (Gehrt & Chelvig, 2003; Loeb & O'keefe, 2006; Yates & Muzika, 2006; Duchamp & Swihart, 2008) (Figure 25).

L'augmentation de l'hétérogénéité des paysages forestiers devrait augmenter l'accessibilité et la disponibilité des ressources.

En zone subtropicale et tropicale, les optimums pour la richesse des communautés semblent se situer dans les paysages à fragmentation modérée ayant conservés des habitats forestiers de grande taille (Gorresen & Willig, 2004). Si la distance entre les ressources (plutôt que de la disponibilité des sites de gîtes) est le facteur limitant de l'abondance des espèces, alors l'augmentation de la complémentarité entre ressources, à l'échelle du paysage, pourrait compenser la perte de couvert forestier (Ethier & Fahrig, 2011). A l'échelle du paysage, même si les études sont encore lacunaires, la composition forestière semble également avoir un effet sur les communautés de chiroptères. Les pourcentages de recouvrement en forêts mixtes ou en forêts de feuillus sont positivement associés avec la richesse spécifique et l'abondance de nombreuses espèces tel que le murin de Daubenton *Myotis daubentonii* (Mehr *et al.*, 2011).

Les paysages fragmentés, où la complémentarité spatiale entre les gîtes et les zones de chasse est maximum, devraient abriter des communautés de chiroptères plus abondantes et plus diversifiées.

Les espèces généralistes peuvent utiliser différents habitats pour trouver leurs proies au cours des saisons (Tink *et al.*, 2014). Ainsi, pour les espèces qui, comme la sérotine commune, n'ont pas de besoins spécifiques, la fragmentation semble avoir peu d'influence sur leur niveau d'abondance (Tink *et al.*, 2014). A l'inverse, pour des espèces spécialistes comme le Petit rhinolophe *Rhinolophus hipposideros*, la fragmentation a des conséquences importantes en diminuant la quantité d'habitats disponibles et leur connectivité (Figure 26). Pour cette espèce, la présence de la couverture forestière influe sur le comportement spatial de chasse, le choix des sites de mise bas et le succès reproducteur des individus (Reiter *et al.*, 2013).

Pour les espèces spécialistes, la fragmentation peut altérer directement l'utilisation de l'espace en augmentant les déplacements, en diminuant la surface des domaines vitaux ou indirectement en modifiant la répartition des proies.

La taille du fragment peut également affecter la répartition des chiroptères. Cet effet a été étudié en détail dans les régions tropicales (Gorresen *et al.*, 2005; Loayza & Loiselle, 2009; Klingbeil & Willig, 2010), mais peu dans les paysages européens (Boughey *et al.*, 2011). Lesinski *et al.* (2007) ont constaté que l'effet de la taille des parcelles sur l'incidence des chiroptères dans des fragments de forêt polonaise différait entre les espèces (Figure 27). Les espèces arboricoles et les espèces forestières spécialistes, qui dépendent de la forêt pour les gîtes et les zones de chasse, sont plus fréquemment présentes dans les grands fragments forestiers, tandis que les espèces anthropophiles sont moins influencées par la taille des fragments (Lesinski *et al.*, 2007; Kaňuch *et al.*, 2008; Boughey *et al.*, 2011). Si un nombre relativement élevé d'espèces peut coexister dans de petits fragments forestiers d'environ 1 km², une colonie de 20 femelles de murin de Bechstein, espèce strictement forestière, a besoin d'une zone de 2,5 à 3 km² de forêt en période d'élevage des jeunes (Dietz & Pir, 2009). Les grands fragments forestiers pourraient donc offrir des ressources alimentaires plus riches et diversifiées ainsi qu'une plus grande variété de microhabitats (Lesinski *et al.*, 2007).

La théorie des îles :

Un concept appliqué à la fragmentation des habitats terrestres

La théorie des îles (MacArthur & Wilson, 1963) suggère que le nombre d'espèces présentes sur une île dépend de paramètres spatiaux, à savoir sa surface et sa distance au continent. Cette hypothèse est construite sur deux processus dynamiques qui influencent la richesse spécifique : l'immigration de propagules et l'extinction des populations. Le taux d'immigration et le taux d'extinction dépendent respectivement de la distance au continent et de la superficie de l'île. Ce travail conceptuel a été ensuite étendu des îles aux îlots boisés (Forman et al., 1976) puis à de nombreux écosystèmes terrestres dans le but de comprendre les effets de la fragmentation sur la biodiversité.

Le processus de fragmentation des habitats se caractérise par une diminution de la surface totale d'un habitat et par son éclatement en fragments au sein d'une matrice paysagère (Fahrig, 2003). Ainsi, l'isolement des fragments et leur taille vont influencer sur la richesse spécifique contenus dans les fragments. L'effet de l'isolement dépend de l'éloignement du fragment par rapport à ses voisins, mais aussi de sa connectivité. Dans les écosystèmes terrestres, contrairement à la théorie des îles, les habitats sont généralement reliés par des corridors plus ou moins continus facilitant l'arrivée de propagules (Burel & Baudry, 1999). L'effet de la taille des fragments est essentiellement due à la surface de l'habitat et au nombre d'individus ou d'espèce qu'il peut accueillir, mais aussi à un effet de lisière qui se fait sentir sur une surface proportionnellement plus grande (Murcia, 1995).

Récemment une nouvelle approche, en accord avec les principes de métapopulations (Hanski & Ovaskainen, 2000), prédit que plus que la perte d'habitat, la taille des fragments ou leur isolement, c'est la quantité totale d'habitat (Chapitre 3) et leur configuration dans la matrice qui déterminent la richesse spécifique (Fahrig, 2013; Villard & Metzger, 2014).

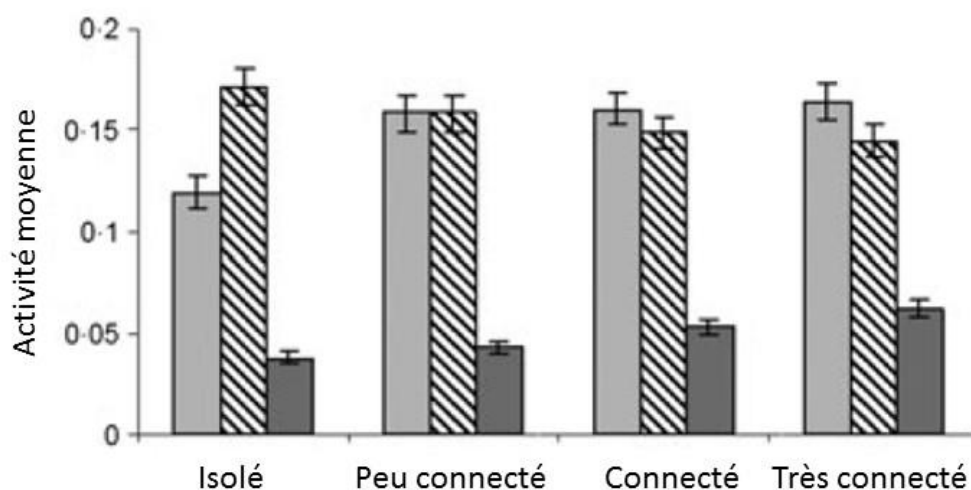


Figure 28 Activité moyenne des trois grands types fonctionnels de chiroptères (gris= glaneuses, hachure= espèces de lisières, noir= milieux ouverts) en fonction de l'isolement des fragments forestiers en Suisse (d'après Frey-Ehrenbold et al., 2013).

S'ils ne conviennent pas aux espèces très forestières, les petits fragments forestiers pourraient néanmoins fournir un habitat de chasse favorable pour les espèces généralistes. D'autres recherches sur l'influence de la taille des fragments en Europe restent indispensables pour confirmer ces hypothèses.

2.3.2 Effet de l'isolement des fragments forestiers

Les études réalisées sur des îles très isolées en mer montrent que les chiroptères sont affectés par l'isolement géographique comme le prédit la théorie générale de la biogéographie insulaire (Lesinski *et al.*, 2007; Frick *et al.*, 2008). Cependant dans les écosystèmes terrestres, les effets ne sont pas aussi marqués car les fragments de forêt en paysage agricole sont parfois reliés par des corridors assurés par les cours d'eau, les linéaires arborés ou les constructions humaines (Lesinski *et al.*, 2007). Des fragments relativement petits peuvent offrir des opportunités de gîtes et accueillir plusieurs espèces à condition qu'ils soient situés à proximité d'autres boisements (Estrada & Coates-Estrada, 2002; Meyer & Kalko, 2008; Boughey *et al.*, 2011). La dépendance spatiale au gîte des chiroptères oblige les individus à des compromis sur les déplacements entre leur gîte et les secteurs de chasse en fonction de l'énergie et du temps nécessaires pour les rallier. Ainsi, les distances de déplacement sont un facteur important qui détermine la façon dont les individus utilisent l'espace, faisant de l'isolement des fragments un facteur limitant dans l'exploitation d'habitats disponibles et favorables (Rainho & Palmeirim, 2011).

La connectivité facilite l'accès aux ressources et aux échanges entre les sous-populations, réduisant les risques de déclin des populations et d'extinctions locales.

À de faibles niveaux d'isolement, la proximité des fragments résiduels fait qu'ils peuvent être perçus par les chiroptères comme étant d'un seul tenant. En revanche, l'activité des chiroptères dans les fragments très isolés diminue, conformément à l'hypothèse qui stipule que certaines espèces sont réticentes à traverser de grandes zones ouvertes. Cette diminution de l'activité en condition de fort isolement pourrait être due à une augmentation du risque de prédation ou à une dépense énergétique supérieure nécessaire à rallier les zones isolées (Swystun *et al.*, 2001). Estrada *et al.* (1993) ont montré que la richesse spécifique dans les fragments de forêt tropicale diminue avec l'augmentation de la distance entre les fragments. De même, les études en paysage agricole ont trouvé que les individus en transit ou en chasse évitent le plus souvent de traverser de larges habitats ouverts, mais suivent plus fréquemment des éléments linéaires comme des haies (Verboom & Huitema, 1997; Erickson & West, 2003). Néanmoins, la forte mobilité des chiroptères leur permet d'exploiter des ressources morcelées et inégalement réparties, de sorte que de petites zones d'habitat favorable peuvent être exploitées (Gorresen & Willig, 2004; Meyer & Kalko, 2008; Bellamy *et al.*, 2013). Certaines études en matrice agricole ont même révélé des niveaux d'activité élevés, pour certaines espèces, dans les fragments forestiers petits et isolés reflétant une utilisation d'autant plus intensive de ces boisements que l'habitat est rare dans le paysage (Figure 28) (Frey-Ehrenbold *et al.*, 2013; Fuentes-Montemayor *et al.*, 2013).

Le plus souvent l'isolement des fragments forestiers diminue l'activité et la richesse spécifique des chiroptères.

Les espèces au vol rapide, adaptées aux habitats ouverts, peuvent être très abondantes et avoir une activité marquée dans les petits fragments forestiers isolés (Estrada-Villegas *et al.*, 2010) ou les paysages peu boisés (Klingbeil & Willig, 2010). A l'inverse, les espèces à vol lent et manœuvrable sont quant à elles plus sensibles à l'isolement des habitats (Law *et al.*, 1999; Meyer & Kalko, 2008). Une étude suisse montre cependant que même les espèces adaptées aux habitats ouverts pouvaient être sensibles aux effets de l'isolement des fragments forestiers dans les paysages agricoles (Frey-Ehrenbold *et al.*, 2013). Les espèces de milieu ouvert pourraient donc être guidées vers ces fragments par les éléments structurels du paysage tels que des haies ou des lisières entre habitats (Verboom & Spoelstra, 1999). La connectivité des éléments boisés est donc un facteur important pour les communautés de chiroptères dans les paysages dominés par des terres agricoles.

Les éléments structuraux, comme les linéaires boisés ou les arbres isolés, doivent être privilégiés afin de promouvoir la connectivité entre fragments forestiers indispensable à la conservation des espèces de chiroptères forestiers.

2.3.3 Effets des lisières forestières sur les chiroptères

L'une des conséquences directe de la fragmentation du paysage est la création de lisières (Ries *et al.*, 2004). Les lisières sont des écotones à l'interface de deux ou plusieurs types d'habitats distincts et se définissent comme des zones de contact entre des communautés végétales structurellement différentes, ou comme l'interface entre écosystèmes adjacents (Murcia, 1995; Ries *et al.*, 2004). Deux mécanismes fondamentaux modifient les patrons d'abondance des organismes dans les zones de lisières. Le premier est l'augmentation des flux écologiques qui comprennent le déplacement de matières, des organismes, et de l'énergie entre les habitats (Murcia, 1995; Cadenasso *et al.*, 2003; Harper *et al.*, 2005). Le second est la présence dans les lisières de ressources généralement séparées dans l'espace qui peuvent bénéficier aux organismes leurs évitant de prospecter différents habitats (Dunning *et al.*, 1992; McCollin, 1998; Ries *et al.*, 2004). Ainsi, ces deux mécanismes modifient profondément les caractéristiques des lisières par rapport à l'intérieur des habitats adjacents. Les lisières peuvent agir comme des barrières physiques qui ne sont jamais traversées par certains organismes parce qu'ils sont spécialistes d'un habitat ou qu'ils font face à un risque de prédation plus élevé dans les habitats adjacents. Ces lisières sont alors désignées comme « dures ou imperméables » (Ries *et al.*, 2004). En revanche, celles qui permettent le mouvement des organismes sont dites « douces ou perméables ». La perméabilité des lisières est largement influencée par leur architecture, leur composition et la structure de leur végétation (Cadenasso *et al.*, 2003; Cortés-Delgado & Pérez-Torres, 2011). Les lisières peuvent également être abruptes ou étagées selon la distance de transition entre les deux habitats, offrant ainsi plus ou moins de niches écologiques et de ressources aux organismes (Fichefet *et al.*, 2011). Ainsi, l'attractivité des lisières dépendra en partie de ces différentes caractéristiques.

Le type d'habitat adjacent à la lisière du fragment forestier peut influencer l'abondance et la composition des chiroptères qui exploitent ces habitats.

Des niveaux élevés d'activité des chiroptères en lisière de forêt sont souvent observés (Figure 29) (Crampton & Barclay, 1998; Grindal & Brigham, 1998; Kalcounis *et al.*, 1999; Swystun *et al.*, 2001). Les chiroptères peuvent bénéficier des lisières forestières pour la recherche de nourriture, car celles-ci fournissent un habitat favorable aux insectes (Verboom & Huitema, 1997). En plus de la recherche de proies, les chiroptères, lorsqu'ils gagnent leurs zones de chasse depuis leur gîte, transitent préférentiellement le long de ces lisières qui leur offrent des repères de navigation dans le paysage (Kunz & Fenton, 2005). En outre, les nuits où le vent est fort, les lisières leur permettent d'éviter les coûts énergétiques associés aux vols à contre-courant (Verboom & Huitema, 1997; Jantzen & Fenton, 2013).

L'importante activité associée aux lisières forestières s'explique par leur utilisation comme repère de vol, réservoir d'insectes, coupe-vent, et protection contre les prédateurs.

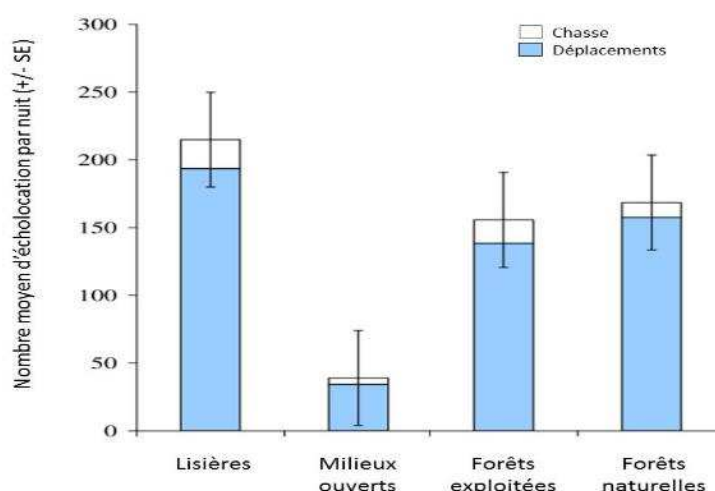


Figure 29 Activités de chasse et de transit des chiroptères dans différents habitats d'Amérique du nord dans un contexte de plantations de pin (d'après Morris *et al.*, 2010).

Les effets des lisières sur l'activité et l'abondance des chiroptères peuvent persister à l'intérieur des fragments (Jantzen & Fenton, 2013). Ces effets, s'ils sont le plus souvent positifs, peuvent néanmoins être négatifs ou neutres, changeant d'intensité et de signe en fonction des types de lisières. Dans l'ensemble, les études sur la réponse des espèces aux lisières, présentent des réponses variables et ne permettent pas une généralisation. Certains auteurs avancent que l'activité est essentiellement due à des espèces possédant des caractéristiques morphologiques et d'écholocation particulières (Müller *et al.*, 2012; Pettit & Wilkins, 2012; Jantzen & Fenton, 2013). Selon eux les chiroptères qui se nourrissent dans les habitats de lisière auraient des traits intermédiaires par rapport aux spécialistes des habitats ouverts et fermés. Ainsi, il est attendu que ces espèces aient des écholocations à des fréquences relativement hautes et de type "modulé aplani", et un vol maniable (Fenton, 1990). Certaines études ne confirment cependant pas ces résultats (Grindal and Brigham, 1999; Morris *et al.*, 2010), en particulier les nuits de grand vent, où la distribution inégale de la nourriture peut amener les individus à ne pas tenir compte de leurs préférences d'habitat et à aller chasser dans des zones de remplacement comme sur les lisières (Jantzen & Fenton, 2013). Les microclimats locaux pourraient ainsi entraîner une non stationnarité temporelle des réponses des chiroptères.

Si certaines espèces semblent plus adaptées à l'exploitation des lisières, ces habitats de transition peuvent être exploités par un grand nombre d'espèces fonctionnellement différentes.

L'activité de vol des chiroptères dans les forêts devrait être plus élevée dans les zones proches des lisières en raison de la présence d'espèces qui gâtent dans les arbres et qui chassent essentiellement à l'extérieur des boisements telles que la noctule commune *Nyctalus noctula* ou la Grande noctule *N. lasiopterus*, ou d'espèces anthropophiles qui viennent se nourrir dans les boisements telles que la pipistrelle commune *Pipistrellus pipistrellus* ou la sérotine commune (Lesinski *et al.*, 2011). Si la majorité des études constatent une préférence pour les lisières, plutôt que pour les habitats ouverts adjacents ou les intérieurs de boisements (Crampton & Barclay, 1998; Verboom & Spoelstra, 1999; Warren *et al.*, 2000; Tibbels & Kurta, 2003; Akasaka *et al.*, 2010; Frey-Ehrenbold *et al.*, 2013), d'autres auteurs indiquent une activité négativement reliée à la densité de lisières forestières comme chez les pipistrelles *Pipistrellus* spp et les murins *Myotis* spp, voire même une activité plus importante en intérieur de boisement que sur les lisières (Figure 30) (Swystun *et al.*, 2001; Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012; Kelm *et al.*, 2014). Enfin, dans quelques cas, aucune différence n'a été observée entre les lisières et l'intérieur des peuplements (Dodd *et al.*, 2012). Ces résultats restent à vérifier dans le contexte européen car la plupart de ces études ont été réalisées dans les zones tropicales, ou tempérées d'Amérique du Nord (Swystun *et al.*, 2001).

L'activité des chiroptères semble en général plus importante près des lisières forestières, mais en Europe, malgré l'abondance de ces habitats dans les paysages, les connaissances restent fragmentaires.

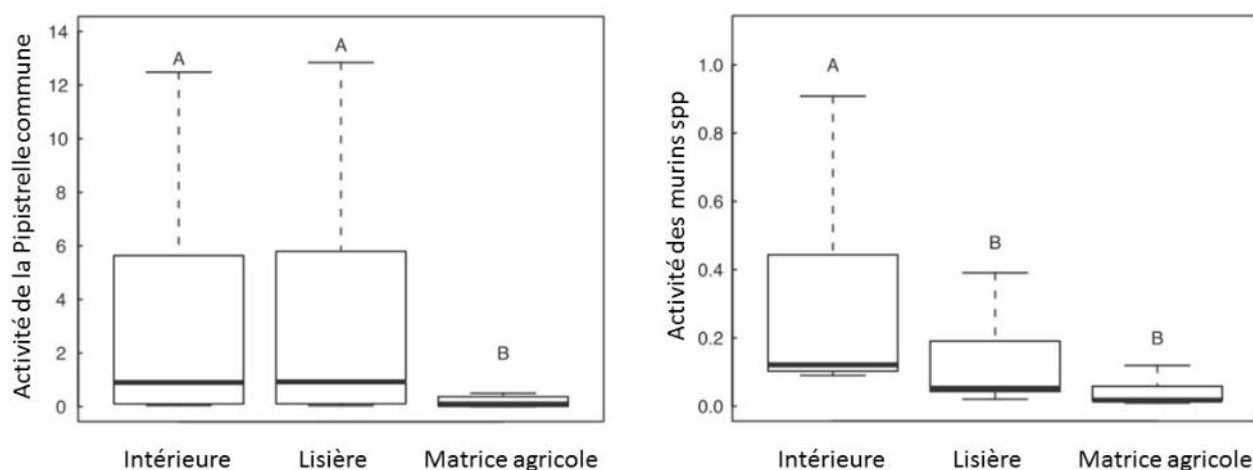


Figure 30 Activité de la pipistrelle commune et des murins *Myotis* spp en intérieur de forêt, en lisière et dans la matrice agricole écossaise (d'après Fuentes-Montemayor *et al.*, 2013).

Les indicateurs :

Directs ou indirects, le défi reste de trouver le plus pertinent

Au cours de la dernière décennie, beaucoup de recherches ont tenté de trouver quelles espèces ou groupes d'espèces pourraient être de bons indicateurs des effets directs et indirects des changements globaux. Ces effets se mesurent par l'observation de divers degrés d'altérations morphologiques, comportementales ou physiologiques (croissance et reproduction), conduisant dans les cas extrêmes à la mort des individus ou à la disparition des populations (Hansson, 2000).

Il existe trois types d'indicateurs directs : les indicateurs de biodiversité, les indicateurs écologiques et les indicateurs environnementaux (Jones et al., 2009). Les indicateurs de biodiversité doivent pouvoir représenter les réponses d'une partie des taxons et refléter des descripteurs de la diversité biologique comme la richesse spécifique ou la diversité. Les indicateurs écologiques sont des groupes ou des assemblages dont la réponse est représentative de celles des autres taxons de l'habitat. Enfin, les indicateurs environnementaux répondent de façon prévisible à une perturbation spécifique de l'environnement (Jones et al., 2009).

Pour que leur utilisation soit pertinente, les indicateurs doivent satisfaire les critères suivants : représentatifs de la diversité biologique, faciles à identifier, répondre rapidement et graduellement aux changements dans la même direction que les autres taxons, largement distribués géographiquement, représenter différents traits d'histoires de vie, avoir une biologie suffisamment connue et enfin être faciles et économiques à échantillonner (Noss, 1999; Hansson, 2000; Lindenmayer et al., 2000; Moreno et al., 2007). En générale, peu d'espèces ou groupes d'espèces remplissent l'ensemble de ces critères d'où l'utilisation de plusieurs indicateurs complémentaires (Hansson, 2000). La valeur indicatrice d'une espèce pour un habitat donné peut, par ailleurs, être estimée par des méthodes quantitatives comme IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997).

Pour contourner ce problème, une deuxième approche a été proposée par le biais des indicateurs indirects (Larsson, 2001). Ces indicateurs ne sont plus cette fois basés sur des espèces ou groupe d'espèces mais sur les facteurs clés qui influencent la biodiversité dans les écosystèmes. Par exemple, des caractéristiques structurelles telles que l'ouverture de la canopée qui influence le microclimat en-dessous de celle-ci et qui aura finalement des conséquences sur la diversité de la végétation du sous-bois (Humphrey et al., 2002).

2.4 Les chiroptères comme bioindicateurs et pourvoyeurs de services écosystémiques

2.4.1 Des bio-indicateurs forestiers

Les chiroptères semblent être d'excellents candidats (Figure 31) car ils sont sensibles aux changements des habitats sous contraintes anthropiques et ils occupent une position trophique élevée révélant ainsi les changements des niveaux trophiques inférieurs. Leur caractère longévif, à faible taux de reproduction, ralentit les dynamiques de colonisation ou de recolonisation après une perturbation, et même si les déclin peuvent être plus longs à détecter, les tendances à court terme sont moins soumises aux bruits et aux variations interannuelles que chez les espèces à reproduction rapide et cyclique comme les insectes. Enfin, les chiroptères peuvent désormais être échantillonnés assez facilement selon plusieurs méthodes répétables et universelles (Jones *et al.*, 2009).

Les chiroptères insectivores, par leur importance fonctionnelle, sont des espèces clés dans les écosystèmes forestiers européens et peuvent être des indicateurs intéressants des changements des habitats et de leur fonctionnement mais aussi de la biodiversité qui leur est associée.

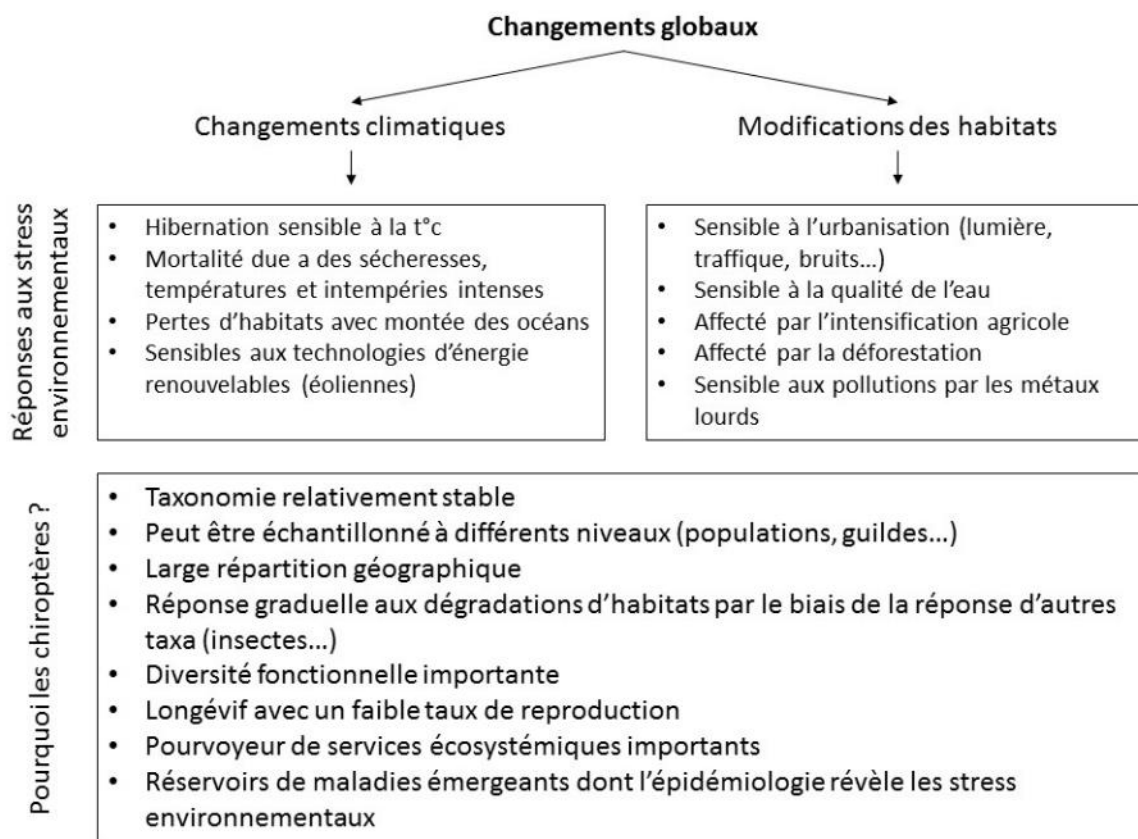


Figure 31 Schéma de synthèse des arguments en faveur de l'utilisation des chiroptères comme bioindicateurs (d'après Jones *et al.*, 2009).

Les chiroptères sont logiquement utilisés comme indicateurs des conséquences directes et indirectes des changements globaux, de la qualité de l'eau, de l'intensification de l'agriculture et enfin, de la déforestation sur la biodiversité des forêts (Jones *et al.*, 2003, 2009; Dietz *et al.*, 2013). Beaucoup de chiroptères tels que la barbastelle commune, le murin de Natterer chassent les insectes forestiers (Lacki *et al.*, 2007), et la plupart d'entre eux occupent des gîtes arboricoles (Kunz & Fenton). Les chiroptères sont donc pertinents pour évaluer la disponibilité et la diversité en microhabitats qui servent également de refuges à de nombreux autres taxons (Regnery *et al.* 2013). En outre, leur position élevée dans les réseaux trophiques en fait de bons indicateurs de la qualité des populations des réseaux inférieurs (Khanaposhtani *et al.*, 2012).

Leurs fortes dépendances aux microhabitats arboricoles font des chiroptères de bons indicateurs écologiques de ces habitats forestiers.

A l'échelle locale, les caractéristiques du peuplement forestier tels que la quantité d'arbres morts, la composition de la végétation, les caractéristiques de la canopée ou du sous-bois influencent la sélection d'habitat des espèces (Fenton 1990, Grindal and Brigham 1998, Jung *et al.* 1999). Par exemple, les forêts où le murin de Bechstein installe ses réseaux de gîtes possèdent de vieux arbres centenaires avec un niveau optimal trouvé chez les hêtres et les chênes de 140 ans (Becker & Encarnação, 2012). Cette exigence dans le choix de ses habitats met en évidence la valeur d'indicateur de cette espèce pour les vieux peuplement feuillus matures (Kaňuch *et al.*, 2008; Dietz & Pir, 2009; Becker & Encarnação, 2012). Cette forte dépendance aux forêts matures est un processus général partagé avec les autres espèces écologiquement et fonctionnellement proches tel que le murin de Natterer et l'oreillard roux (Kaňuch *et al.*, 2008; Becker & Encarnação, 2012). Leur valeur d'indicateur écologique s'applique également à une échelle plus large que celle de la parcelle forestière. De nombreuses espèces de chiroptères réagissent à la fragmentation, à l'isolement des fragments ou encore à la perte d'habitats ou à la destruction d'éléments structurels du paysage (Boughey *et al.*, 2011; Frey-Ehrenbold *et al.*, 2013).

Du paysage à la forêt, les modifications de structure et de composition influencent les communautés de chiroptères affirmant leur statut d'indicateur écologique.

Les stratégies de gestion forestière se concentrent sur un certain nombre de groupes taxonomiques qui servent à évaluer les actions menées à différentes échelles spatiotemporelles. Au cours de la dernière décennie en particulier, les chiroptères ont été considérés comme des bio indicateurs importants en raison de leur déclin parallèle aux modifications des pratiques sylvicoles dans le monde entier (Jones *et al.*, 2009; Murphy *et al.*, 2012). Plusieurs études montrent en effet que l'intensification des pratiques d'exploitation forestière entraînent une diminution de l'activité des chiroptères du fait d'une diminution des ressources en proies et en gîtes potentiels (Patriquin & Barclay, 2003; Peters *et al.*, 2006; Russo *et al.*, 2010; Mehr *et al.*, 2012). Comme pour d'autres perturbations, les réponses des chiroptères sont spécifiques et plus généralement, répondent par guildes. Ainsi, des mesures de l'activité globale pourraient masquer les réponses spécifiques en fonction des traits fonctionnels (Mehr *et al.*, 2012).

La réponse des chiroptères aux pratiques sylvicoles intensives en font des indicateurs utiles aux gestionnaires sur les indications des niveaux trophiques inférieures et sur la qualité des microhabitats.

Certaines études appellent néanmoins à la prudence dans l'interprétation des résultats et dans la réelle valeur des chiroptères en tant qu'indicateurs. Par exemple, aucune tendance claire n'a pu être observée sur les réponses des chiroptères subtropicaux à la fragmentation, à la déforestation ou aux différentes successions végétales dans le paysage (Cunto & Bernard, 2012). A l'échelle locale, n'ayant pas trouvé d'effets significatifs des plantations d'eucalyptus sur les communautés de chiroptères, contrairement à celles des oiseaux, Meynard et al. (2014) suggèrent qu'ils ne sont pas de bons indicateurs de réponse de la biodiversité dans son ensemble. A une échelle encore plus fine, des espèces spécialisées peuvent répondre de façon inattendue à la structure et à la composition du peuplement par des phénomènes de complémentarité à l'échelle du paysage (Russo *et al.*, 2010; Arrizabalaga-Escudero *et al.*, 2014) rendant difficile leur utilisation en termes d'indicateurs à l'échelle locale (Cunto & Bernard, 2012).

La plupart des études disponibles sont basées sur des réponses spécifiques ou sur une petite partie des espèces de la communauté, ce qui rend les généralisations difficiles et plaide pour une utilisation prudente de ces indicateurs.

2.4.2 Les services écosystémiques en forêt

Les services écosystémiques sont les bénéfices obtenus de l'environnement et qui permettent d'augmenter le bien-être humain. L'évaluation économique de ces services est mesurée à partir des gains ou des pertes du bien-être humain qui résultent de changements dans la réalisation de ces services. Si les chiroptères sont depuis longtemps connues pour jouer un rôle fonctionnel important dans les écosystèmes (Figure 32), ce n'est que depuis une dizaine d'années que les services réalisés par les chiroptères commencent à être évalués (Kunz *et al.*, 2011), alors qu'ils l'étaient depuis beaucoup plus longtemps pour les oiseaux (Marquis & Whelan, 1994; Mantyla *et al.*, 2011).

Bien que leur rôle fonctionnel majeur soit reconnu de longue date, quel que soit les habitats, les études portant sur les services écosystémiques rendus par les chiroptères sont récentes.



Figure 32 Bon point où il est écrit au verso : " les chauves-souris se nourrissent d'insectes et sont des animaux utiles; elles ne présagent pas les malheurs et n'ont jamais fait de mal à personne; ceux qui en ont peur sont des sots et des poltrons"(Edyrolles ,1935).

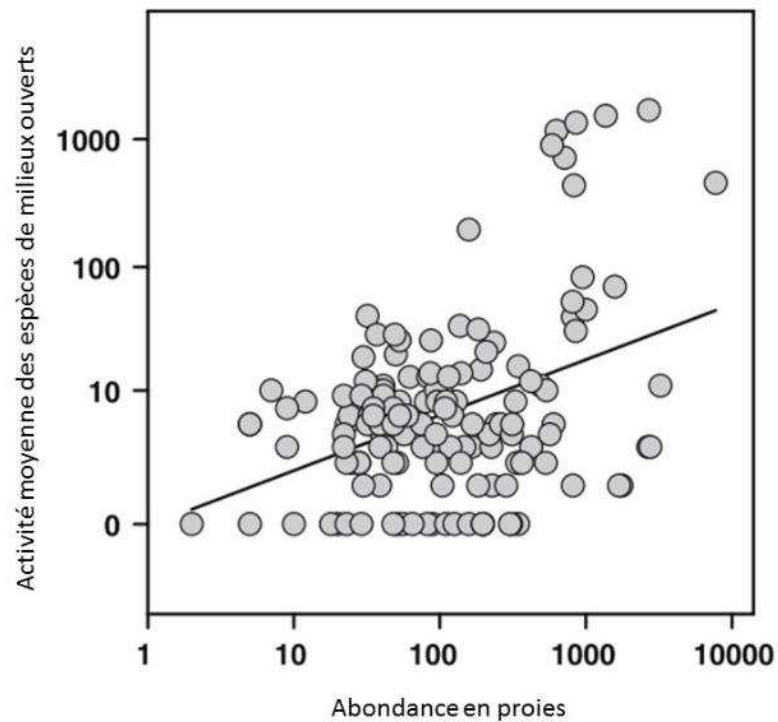


Figure 33 Réponse numérique des espèces de chiroptères de milieux ouverts en Allemagne (d'après Müller et al., 2012).

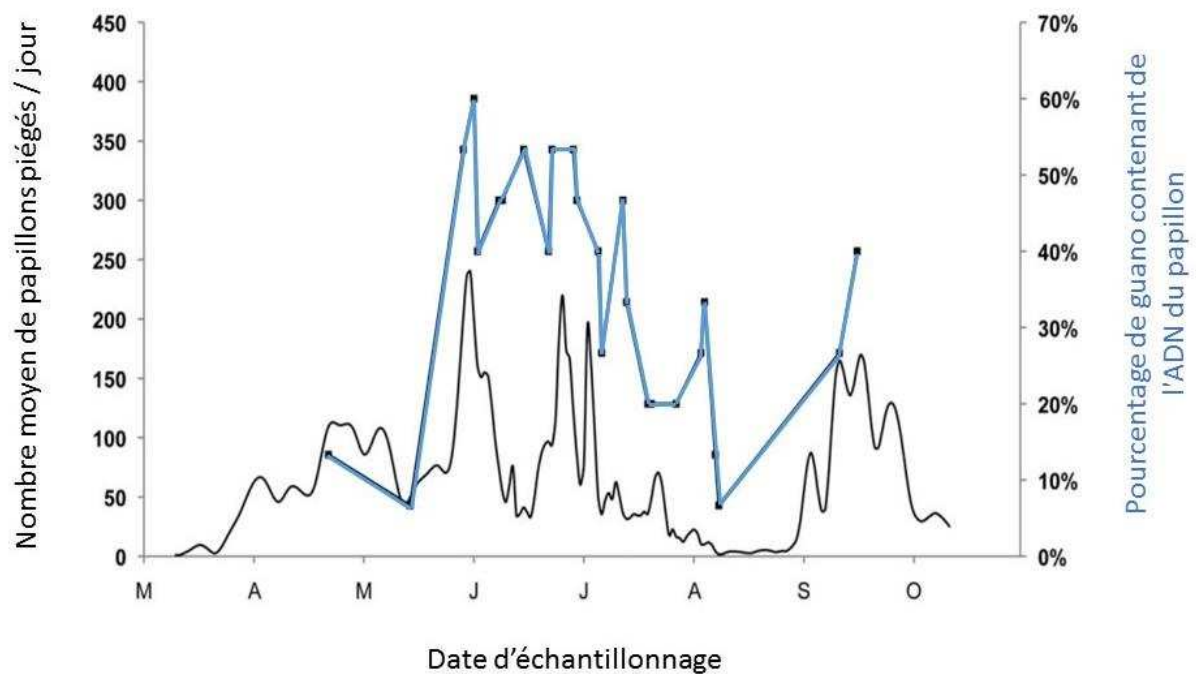


Figure 34 Comparaison du nombre de papillons de *Helicoverpa zea* piégés et le pourcentage de fécès de chiroptères contenant de l'ADN de *Helicoverpa zea* en zones agricoles du sud des Etats-unis (d'après McCracken et al., 2012).

En 1789, le naturaliste allemand Bechstein affirmait que les chiroptères « dans les forêts devaient être protégés sans limite en tant qu'animaux très utiles ». Depuis, de nombreuses études ont montré les bénéfices associés à la conservation des chiroptères en forêt. Les principales sont la dispersion de graines (de la Peña-Domene *et al.*, 2014; Sarmiento *et al.*, 2014), la pollinisation (Frick *et al.*, 2013; Scanlon *et al.*, 2014) et la régulation des insectes ravageurs (Kunz *et al.*, 2011; McCracken *et al.*, 2012; Karp & Daily, 2013; Maas *et al.*, 2013). En Europe, toutes les espèces étant insectivores, seul ce dernier service peut-être associé aux chiroptères. Bien que la littérature populaire reconnaisse généralement aux chiroptères un « appétit vorace » pour les insectes nocturnes et crépusculaires, l'évaluation de leur rôle dans la suppression des insectes ravageurs reste lacunaire en milieu tropical et inexistante en Europe (Kunz *et al.*, 2011; Dietz *et al.*, 2013). Dans sa revue bibliographique sur les services associés aux chiroptères, Kunz *et al.* (2011) concluent le chapitre consacré à la limitation des insectes herbivores, en indiquant que les études menées jusque-là montrent l'important potentiel de leur capacité de régulation des ravageurs mais qu'il reste encore à documenter les mécanismes (Figure 33, Figure 34). Ils proposent d'utiliser les relations entre trois mesures de bases : la densité de prédateurs, la densité des proies, et la capacité de destruction des proies. Ces informations étant essentielles dans les modèles de prédiction de la valeur écologique et économique d'un prédateur.

L'évaluation du rôle de régulation des insectes par les chiroptères nécessite de comprendre les interactions entre ces prédateurs et leurs proies, en particulier leur capacité à mettre en place des réponses numériques et fonctionnelles à l'abondance des proies.

En forêt tropicale et sub-tropicale, plusieurs études montrent la capacité des chiroptères à réduire le nombre d'insectes herbivores (Karp & Daily, 2013; Maas *et al.*, 2013). Généralement testé à l'aide d'exclusions nocturnes, les dégâts foliaires sont significativement plus faibles sur les arbres où les chiroptères peuvent chasser les insectes. Cette capacité de régulation des herbivores (Figure 35), longtemps attribuée aux seuls oiseaux, peut même être dans certains cas plus importante chez les chiroptères (Kalka *et al.*, 2008; Williams-Guillen *et al.*, 2008). En Europe, une seule étude a tenté de faire le lien entre les abondances d'herbivores et de chiroptères (Böhm *et al.*, 2011). Les auteurs montrent un effet significatif des prédateurs vertébrés sur la réduction des dégâts foliaires (Figure 36), mais ne sont pas en mesure d'attribuer cet effet aux oiseaux ou aux chiroptères étant donné le caractère permanent de leurs exclos (agissant jour et nuit). Les auteurs font l'hypothèse que les effets en forêt tempérée des chiroptères doivent être plus faibles qu'en milieux tropicaux car la diversité et l'abondance des espèces glaneuses susceptibles de chasser des chenilles, des papillons de nuit et des coléoptères est moindre.

Très peu d'études sur les chiroptères en forêt tempérée ont porté sur les relations prédateurs-proies et aucune n'a évalué les effets sur les populations de ravageurs.

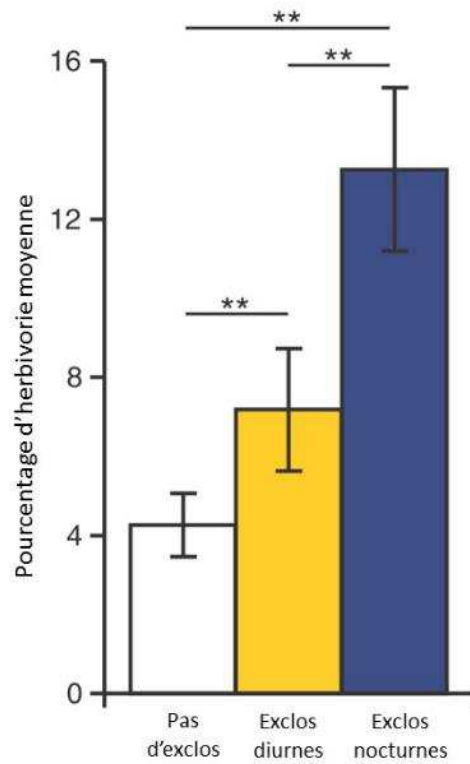


Figure 35 Effets respectifs et combinés des chiroptères et des oiseaux sur le taux d'herbivorie en forêt subtropicale (d'après Kalka et al., 2008).

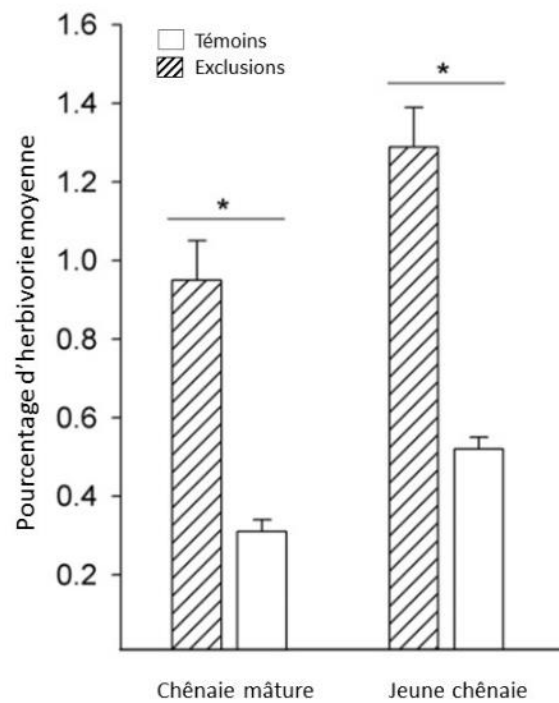


Figure 36 Effets combinés des chiroptères et des oiseaux sur l'herbivorie dans des chênaies d'âges différents en Allemagne (d'après Böhm et al., 2011).

2.5 Les données acoustiques des chiroptères

2.5.1 Les écholocations

Les écholocations sont des sons très aigus que les chiroptères émettent par la gueule ou par les narines selon les espèces, et qui leur permettent de repérer leurs proies mais également, de se représenter leur environnement. Suite à l'émission d'une écholocation, les ondes se propagent et lorsqu'elles entrent au contact d'une cible, une partie de ce signal est renvoyé (écho principal) vers la source d'émission, accompagné d'échos secondaires variant selon la forme, la texture et le mouvement de la cible. C'est la comparaison des échos au signal émis qui renseigne l'individu sur son environnement (Bates et al., 2011; Barataud & Tupinier, 2012). Ainsi, contrairement à beaucoup d'émissions sonores du monde animal qui servent à transmettre des informations entre des individus d'une même espèce ou entre différentes espèces, les écholocations des chiroptères ont évolué dans une fonction différente, ne renseignant que l'individu qui l'émet. De ce point de vue, comme le souligne Barclay (1999) : « Bats are not birds ». Chez les oiseaux, la sélection a favorisé des sons spécifiques à chaque espèce car il y a un coût pour le chanteur à avoir une réponse d'un individu non-conspécifique, ou à répondre à un individu d'une autre espèce. A l'inverse, chez les chiroptères, la fonction du son étant de détecter le plus efficacement possible une cible, il existe une forte convergence entre les espèces.

Les caractéristiques des cris des chiroptères dépendent donc moins de l'espèce que de leur fonction. Pour répondre à leurs besoins, les chiroptères modifient trois paramètres de leurs émissions. Le premier paramètre est la fréquence du son. Plus celle-ci sera élevée plus la définition de l'image perçue par les échos sera fine, mais plus la portée en sera réduite. Le second paramètre est la largeur de bande du cri. Les signaux balayant une large bande améliore la précision du positionnement des objets sondés dans les trois dimensions et la distance entre deux objets (en fonction de la directivité et de la résolution angulaire) (Barataud & Tupinier, 2012). Les signaux restant sur une bande fine permettent uniquement de détecter la présence ou non d'obstacles ou de cibles mais avec une précision assez faible. En revanche, leur portée d'action est beaucoup plus grande. Enfin, les individus peuvent faire varier la durée des émissions. Plus le cri sera long, plus il permettra d'augmenter le ratio de signal par rapport aux bruits, en revanche, il accroît le risque d'être submergé d'échos sans pouvoir les analyser.

2.5.2 Le matériel

Dans le matériel disponible actuellement, il existe trois grands types de techniques pour rendre les ultrasons audibles et/ou identifiables :

- La division de fréquence : cette technique consiste à ne retenir qu'un passage sur dix à zéro de l'oscillation de l'onde sonore tout en conservant l'enveloppe du cri réel. Cette technique est probablement la moins sensible, mais permet l'écoute d'une large gamme sonore.
- L'hétérodyne : le principe repose sur la comparaison entre la fréquence du cri émis et celle ajustable sur le récepteur. Ainsi, l'opérateur entend un signal de plus en plus grave jusqu'à trouver le « battement zéro » qui correspond à la fréquence d'émission. La mesure est alors lue directement sur le détecteur. Cette technique ne permet pas l'identification de toutes les espèces car le son perçu ne correspond pas au son émis et ne peut faire l'objet d'analyses sonographiques.

- L'expansion de temps : dans ce cas, des séquences sont mises en mémoire dans les détecteurs et sont ralenties 10 fois par la suite. Cette méthode est celle qui permet, à la fois une identification d'une grande partie des espèces directement sur le terrain, mais également, de réaliser à posteriori, des analyses sonographiques pour affiner ou confirmer les identifications.

Indépendamment de la méthode de retranscription des ultrasons, les détecteurs peuvent être manuels ou automatiques. Dans le premier cas, la présence d'un observateur est requise pour déclencher et stopper les enregistrements, dans l'autre, le processus d'acquisition est paramétrable et automatique.

2.5.3 Les protocoles possibles

Transects ou points fixes :

En pratique, il y a deux méthodes différentes utilisées pour échantillonner l'activité des chiroptères, comme pour les oiseaux (Bibby et al., 2000) : les transects et les points fixes. La méthode des transects est basée sur l'hypothèse que l'activité des chiroptères enregistrée le long d'un transect est représentative de l'activité globale de l'habitat étudié. A l'inverse, l'approche par point fixe sélectionne des sites pour en échantillonner l'activité au sein de l'habitat correspondant. Les échantillonnages par transect donnent des informations à l'échelle du paysage, mais ne parviennent pas à tenir compte des variations spatiales fines. De plus, la méthode des transects, sauf à rester dans des conditions strictement homogènes, ne peut pas évaluer l'activité spatiale et temporelle sur un site habitat. L'échantillonnage en points fixes et simultanés dans un habitat prend en compte cette variation temporelle de l'activité des chiroptères et correspond à l'approche recommandée pour standardiser les suivis d'activité (Stahlschmidt & Brühl, 2012).

Enregistrement actif ou passif :

Le déclenchement actif par un opérateur exige plus de temps de travail sur le terrain par la présence d'une personne derrière chaque machine sur chaque site, alors que plusieurs enregistreurs automatiques peuvent être manipulés par une seule personne. Souvent, dans l'approche active, les mesures ne sont réalisées que sur une partie de la nuit, alors même que l'activité au cours de la nuit peut être très variable en fonction des variations de facteur tel que l'abondance des proies ou les conditions météorologiques (Hayes, 1997; Parsons & Bat Conservation Trust, 2007). De plus, le déclenchement manuel est à la libre appréciation de l'opérateur, qui selon les conditions et les personnes, peut varier considérablement (Stahlschmidt & Brühl, 2012).

Le déclenchement automatique est standardisé et donc plus adapté pour la comparaison de l'activité des chiroptères entre sites.

Conclusion :

La mise en place de plusieurs systèmes automatiques calibrés et déployés simultanément sur des points fixes est la méthode qui serait la plus facile à normaliser et à répéter dans le temps (Russo & Jones, 2003; Stahlschmidt & Brühl, 2012). Ces études acoustiques peuvent être utilement complétées par des séances de capture pour estimer plus finement les abondances et la détermination des espèces discrètes ou difficiles à identifier (O'Farrell et al., 1999; Parsons & Bat Conservation Trust, 2007; Lintott et al., 2014).

2.5.4 Les limites

- Il n'est pas possible de comparer l'activité des espèces entre elles (Jones *et al.*, 2000) car les gammes d'écholocations varient en fréquence et en puissance suivant les espèces, ce qui entraîne une probabilité de détection différente (Barataud & Tupinier, 2012; Lintott *et al.*, 2014).
- L'abondance des espèces n'est pas facile à estimer avec les seuls enregistrements sonores. Si beaucoup d'auteurs utilisent l'activité comme un substitut de l'abondance, ce n'est pourtant pas toujours corrélé selon les espèces et les conditions environnementales (Lintott *et al.*, 2014).
- Les habitats très fermés peuvent entraîner des biais de comparaison des enregistrements (Obrist *et al.*, 2011; O'Keefe *et al.*, 2014). En effet, la végétation peut absorber ou diminuer la distance de perception des écholocations (Patriquin & Barclay, 2003; Obrist *et al.*, 2011; Titchenell *et al.*, 2011), et obliger les espèces à utiliser des gammes et des formes d'écholocations plus semblables rendant encore un peu plus difficile l'identification (Schnitzler & Kalko, 2001; Lintott *et al.*, 2014) et plus hasardeuse la comparaison d'activité avec des habitats plus ouverts.
- Contrairement aux oiseaux, où un à deux points d'écoute suffisent à échantillonner une grande partie de la communauté présente sur un site (Bibby *et al.*, 2000), la distance de détection des chiroptères étant plus faible le nombre de passage nécessaire semble plus important. Le nombre de nuit d'échantillonnage par site est très variable selon les études. Certains auteurs suggèrent même que 15 visites sont nécessaires pour capter la majorité des espèces présentes (Gorresen *et al.*, 2005; Haquart, 2013). Ils proposent alors de compenser ce manque par une augmentation du nombre de sites échantillonnés.
- Enfin, l'une des contraintes majeures de ce type d'échantillonnage reste le temps nécessaire au tri et à l'identification des fichiers ultrasonores.

2.6 Conclusion

L'importante augmentation des études sur les chiroptères au cours de la dernière décennie, en réaction au déclin mondial de leurs populations mais aussi de l'amélioration des méthodes de détection, a permis d'éclairer et de comprendre un grand nombre de points sur la biologie et sur l'écologie des chiroptères. Si beaucoup de champs disciplinaires ont ainsi pu être balayés, il n'en reste pas moins que les facteurs qui influencent la distribution des espèces et l'organisation des communautés sont encore peu connues, particulièrement aux échelles méso- et macro-écologiques (Mehr *et al.*, 2011). De plus, beaucoup des études existantes sont descriptives et de ce fait ne sont ni généralisables, ni transposables à l'Europe et ce pour plusieurs raisons.

La première, et la plus importante, concerne la localisation géographique et les échelles utilisées dans ces études. La plupart sont réalisées dans les habitats tropicaux et subtropicaux où la diversité et l'abondance des chiroptères ne sont pas comparables à celles des forêts tempérées (Stevens & Willig, 2002; Böhm *et al.*, 2011). De plus, les études menées en milieux tempérés se concentrent sur des régions d'étude localisées principalement en Amérique du nord (Russo *et al.*, 2010; Müller *et al.*, 2013).

Deuxièmement, les études sont le plus souvent centrées sur une espèce ou sur un groupe d'espèces, régulièrement les mêmes, et non pas l'ensemble des espèces ou groupes fonctionnels des communautés. Il existe, pour l'heure, peu d'études ayant eu une approche centrée sur les communautés dans leur ensemble ou sur plusieurs groupes fonctionnels.

Troisièmement, les tentatives d'évaluer la valeur d'indicateur ou de pourvoyeur de services sont essentiellement réalisées sur les espèces frugivores, absentes des zones tempérées, avec une quasi-inexistence d'informations en Europe. Enfin, la grande majorité des études ont une approche stationnaire des processus aussi bien aux échelles spatiales que temporelles en raison de l'absence de jeux de données à long terme ou à large échelle (Patriquin & Barclay, 2003).

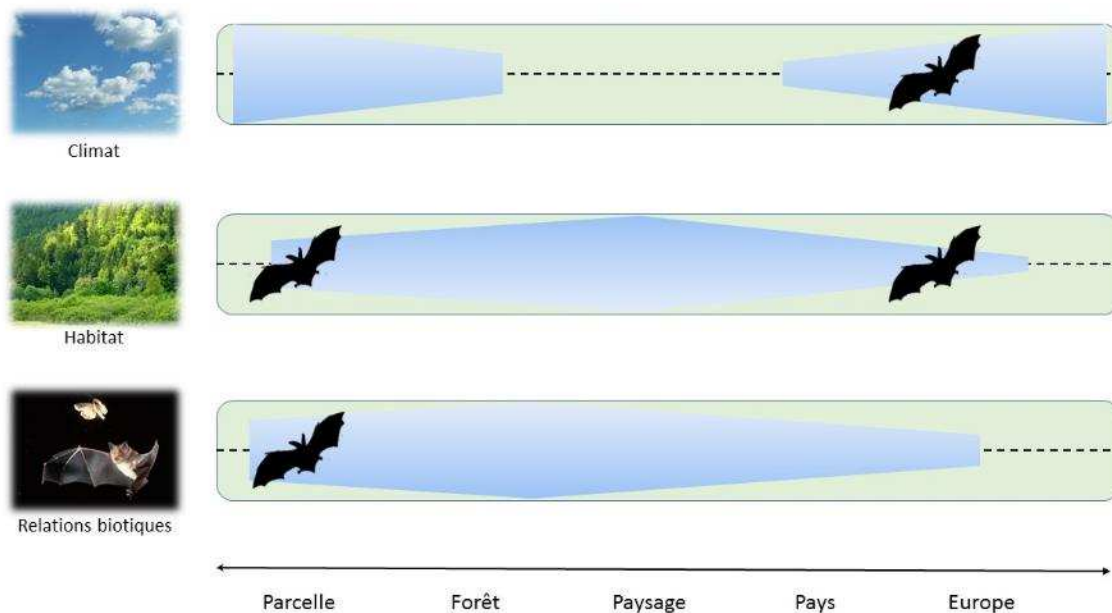
Les futures recherches sur les chiroptères européens devront s'attacher, dans une approche multi-échelle, à identifier les effets des différentes composantes des habitats forestiers sur l'organisation des communautés et à explorer leurs potentialités en terme de bio indication et de régulation des insectes ravageurs.

3 A l'échelle européenne : non stationnarité des effets de l'habitat

Latitudinal change in habitat effects on the taxonomic and functional diversity of European bats and birds

Yohan Charbonnier, Luc Barbaro, Jean-Yves Barnagaud, Evy Ampoorter, Kris Verheyen,
Julien Nezan, Hervé Jactel

Journal of Biogeography, Under review 01 sept 2014



Hypothèse générale :

Les effets de la structure et de la composition forestière sur les communautés de chiroptères augmentent en magnitude vers le nord avec la rigueur et l'instabilité climatique.

Prédictions :

- les richesses spécifiques et fonctionnelles des chiroptères et des oiseaux ne sont pas corrélées car les deux taxons n'entrent pas en compétition ;
- la diversité des chiroptères diminue avec l'augmentation de la latitude ;
- les effets de la composition forestière favorisent la diversité des chiroptères en fournissant plus de ressources, alors que la structure en limite l'accessibilité ;
- les effets de l'habitat sur la richesse spécifique et fonctionnelle ne sont pas stationnaires sur l'ensemble du continent à cause de quantité d'énergie inégale entre le sud et le nord.

3.1 Résumé

But : Les effets des gradients d'habitat sur les patrons de diversité sont souvent considérés comme stables dans l'espace. Nous avons testé la non-stationnarité spatiale des effets de l'habitat forestier sur la diversité des chiroptères et des oiseaux à l'échelle continentale. Sur la base des patrons à grande échelle connus de la variabilité spatiale du climat et de l'énergie, nous prédisons que l'habitat a un effet de filtre sur les communautés de vertébrés qui augmente avec la latitude.

Lieu : Dans six régions européennes, allant de la Méditerranée au biome boréal.

Méthodes : Nous avons échantillonné les communautés de chiroptères et d'oiseaux dans 209 forêts matures le long de gradients comparables d'augmentation de la complexité d'habitat. Nous avons utilisé des modèles de régression linéaire mixtes pour tester les changements latitudinaux des effets de l'habitat sur la diversité taxonomique et fonctionnelle des chiroptères et des oiseaux.

Résultats : la richesse spécifique des chiroptères et des oiseaux sont positivement associées à la couverture des arbres feuillus, et l'équidistribution fonctionnelle des chiroptères diminue dans les forêts anciennes. La magnitude de ces effets augmente vers le nord, confirmant notre prédiction de non-stationnarité. Cependant, l'équidistribution fonctionnelle des oiseaux augmente avec l'âge de la forêt avec la même magnitude sur tout le continent.

Conclusion : Les importants changements latitudinaux des effets de l'habitat sur la diversité spécifique, mais pas sur la diversité fonctionnelle, chez les deux taxons étudiés suggère une diminution de la capacité d'accueil de l'habitat associée aux conditions climatiques de plus en plus difficiles ou instables, sans entraîner de changement dans les processus d'assemblage de la communauté.

3.2 Abstract

Aim The effects of habitat gradients on diversity patterns are often assumed invariant in space. We test for spatial non-stationarity in the effects of forest habitat on bat and bird diversity at a continental scale. Based on known large-scale patterns of spatial variability in climate and energy, we predict that habitat has an increasing filtering effect on vertebrate communities towards higher latitudes.

Location Within six European regions, spanning from the Mediterranean to the Boreal biome.

Methods We sampled bat and bird communities in 209 mature forests along comparable gradients of increasing habitat complexity. We used mixed linear regression models under an information-theory approach to test for latitudinal change in habitat effects on bat and bird taxonomic and functional diversity.

Results Bat and bird species richness were positively associated with broadleaved tree cover, and the functional evenness of bats decreased in older forests. The strength of these relationships increased northwards, supporting our prediction of non-stationarity. However, bird functional evenness increased with forest age with the same magnitude throughout the continent.

Main conclusions Consistent latitudinal change in the effects of habitat on taxonomic, but not on functional diversity in the two studied taxa suggests a decrease in habitat carrying capacity associated with increasingly harsh or unstable climatic conditions, without involving any change in community assembly processes.

Keywords

Avian assemblages, chiropteran assemblages, continental scale, insectivore vertebrates, latitudinal gradient, life traits, forest composition, stand structure.

3.3 Introduction

Local and large-scale ecological processes jointly shape the patterns of species coexistence and, ultimately, community structure (Ricklefs, 2004; Ferger *et al.*, 2014). Macroecological variation in species coexistence is mainly structured along latitudinal gradients of climatic stability and energy input (Clarke & Gaston, 2006; Ferger *et al.*, 2014), while habitat composition and structure are critical drivers of fine-grained species assemblages through direct effect on resource availability and niche diversity (Pearson & Dawson, 2003; Field *et al.*, 2009). It is therefore now recognized that spatial variation in the effects of resources and habitat on biodiversity could be due to an interplay with larger-scale variability in abiotic conditions, but the hierarchical scaling of species coexistence processes still dominates the literature (Osborne *et al.*, 2007).

The influences of habitat and resource gradients on fine-grained diversity patterns are expected to vary in space as a result of geographical variations in the ecological attributes of species (Osborne *et al.*, 2007) and of climatic or energetic constraints influencing local resource availability and ecosystem carrying capacity (Pautasso & Gaston, 2005; Mellin *et al.*, 2014). The decline of species richness with latitude is among the best documented macroecological patterns (Gaston, 2000; Hurlbert & Stegen, 2014). Water and energy availability, ecosystem stability and direct temperature effects increasingly constrain ecosystem carrying capacity, niche opportunities and ultimately species richness over evolutionary times (Pautasso & Gaston, 2005). Even if the causal mechanism is still debated (Evans *et al.*, 2005; Ferger *et al.*, 2014), latitude could integrate the different meanings of energy (Clarke & Gaston, 2006) and their effects on species richness (Ferger *et al.*, 2014). While species richness informs on habitat carrying capacities, functional diversity of species assemblages can highlight mechanisms explaining species richness pattern along latitudinal gradients (Dehling *et al.*, 2014). Comparing the response of functional richness and evenness, two main components of functional diversity (Laliberté & Legendre, 2010), to similar habitat gradients may shed light on processes structuring species assemblages. Few differences in functional richness is often interpreted as an environmental filtering effect maintaining set of traits, while differences are assigned to interspecific competition due to the exclusion of same functions (Dehling *et al.*, 2014). Likewise, functional evenness, which provides a measure of the extent to which functional traits are evenly distributed within species assemblages, reflect the co-occurrence of functionally similar species (Villéger *et al.*, 2008; Barbaro *et al.*, 2014).

Insectivorous birds and bats are often used as study models for investigating processes that shape spatial biodiversity patterns, due to their wide geographical distribution. As in many other taxa, their taxonomic and functional diversity tend to be lower towards higher latitudes (Gaston, 2000; Stevens *et al.*, 2003) and in simpler structure and composition of local habitat as a consequence of decreasing resource availability and stability (Castagneyrol & Jactel, 2012). At the scale of local communities, both taxa are known to respond sharply to local variations in habitat structure and composition due to their high trophic position in the food web (Kissling *et al.*, 2012). In particular, the three-dimensional stratification of mature forests result in complex patterns of prey abundance distribution, mainly determined by tree species composition and structure (Lee & Rotenberry, 2005). Birds mainly respond to forest composition because they detect preys visually by gleaning in the foliage (Mäntylä *et al.*, 2008),

while bats forage in the air using acoustic cues, which makes them more sensitive to forest structure (Dietz *et al.*, 2009). However, latitudinal changes in the effects of forest structure and composition have often been largely ignored in both groups so far. The availability and diversity of resources is likely to be increasingly dependent on habitat features at higher latitudes due to decreasing energy input. This expected non-stationarity of habitat effects means that local habitat characteristics may shape bat and bird communities through strong interactions with continental-scale processes and factors, such as climate and biogeographical history (Zhang *et al.*, 2013; Goetz *et al.*, 2014). They could result in high levels of turnover in the functional species pool, or alternatively, in change in habitat carrying capacity (Mayfield *et al.*, 2010; Villéger *et al.*, 2013).

In this study, we hypothesized that the effects of local forest structure and composition on bat and bird diversity increase towards higher latitudes. We sampled 209 mature forests along comparable gradients of forest habitat complexity in six European countries, spanning from the Mediterranean to the Boreal biome (Baeten *et al.*, 2013.). We tested four predictions: (i) bat and bird species richness and functional diversity are not correlated, because these two vertebrate taxa have different environmental requirements; (ii) the diversity of birds and bats decrease with increasing latitude; (iii) the effects of forest composition affect positively both bat and birds diversity while forest structure affect negatively bat and positively bird diversity, given their different hunting and foraging strategies and (iv) the habitat effects on bat and bird species richness and functional diversity are not stationary over the entire continent due to an increase in strength of environmental filters toward north.

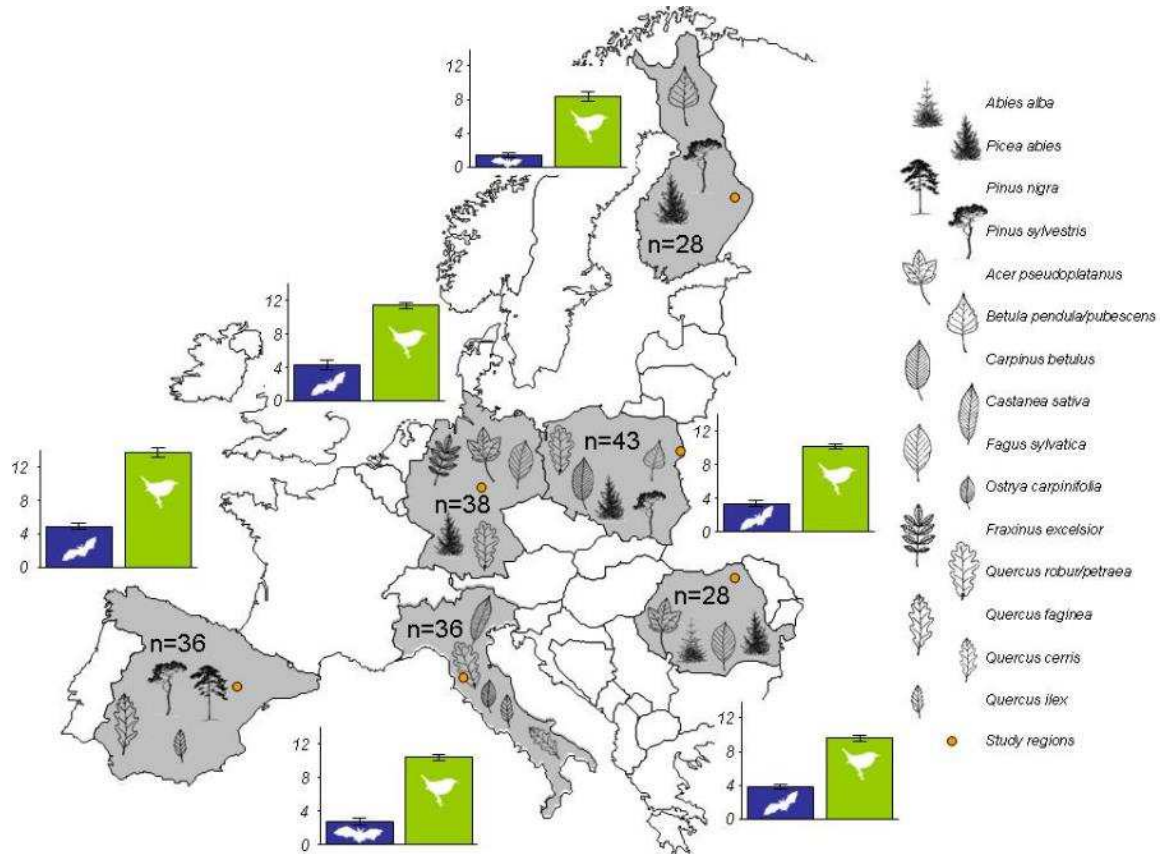


Figure 1: Map of the FunDivEUROPE observatory network with mean (\pm SE) species richness for birds and bats. The number of sampled plots and the tree species present in each country are indicated

3.4 Methods

3.4.1 Study area

The FunDivEurope Exploratory Platform monitors the effects of tree diversity on forest ecosystem services in a network of 209 forest plots in Europe (Baeten et al., 2013). The network is based on six forested regions ranging from 40°N to 63°N, separated by no more than 3200 km, in Mediterranean (Alto Tajo in Spain and Colline Metallifere in Italy), temperate (Hainich in Germany and Râșca in Romania), and Boreal areas (North Karelia in Finland and Białowieża in Poland) (Fig. 1). In each region, study plots have been set along a gradient of tree diversity ranging from monocultures of the most widespread tree species to mixtures of three, four or five species, depending on the regional tree species pool. Within each region, plots have been established in mature forests of similar ages, under homogeneous abiotic and management conditions (see Baeten et al., 2013 for more details). Each plot is delimited by a 90m² square surrounded by a 20 m buffer area to prevent edge effects.

Observers recorded 14 forest habitat variables in all plots. Forest composition was assessed by estimating the total tree species richness, and the richness of conifer and broadleaved species separately. The structure of dominant forest strata was described with five variables: basal area covered by broadleaved species, conifers and all tree species, mean tree diameter at breast height and mean tree height. In addition, all vascular plant species < 1.3 m in height were recorded in three 5 m x 5 m subplots, embedded in the main plot, to estimate understory species richness. We also averaged the percentage cover of trees, shrubs, understorey and bare soil for the three subplots to calculate a Shannon index of stratification diversity based on the percentage cover of each stratum of vegetation.

3.4.2 Bat and bird sampling

Bat and bird communities were sampled once in all 209 plots in spring 2012 or 2013. The plots in Italy, Germany and Finland were sampled in late April, mid-May and early June 2012, and those in Spain, Romania and Poland were sampled during the same periods in 2013, to account for latitudinal change in bird and bat phenology. Bats were sampled during a single night per plot, with an automatic bat recorder (Sound Meter SM2BAT, Wildlife acoustics) placed at the centre of the plot. Detectors were calibrated to pick up all bat calls and were programmed to record from one hour before sunset to one hour after sunrise. Recordings were performed only during nights without rain, with low wind speeds (<30 km/h) and with an ambient temperature above 10°C. Bats were identified to the finest possible taxonomic level on the basis of their calls, using Sonochiro v3.2.3 and Batsound 4.1 software. The same trained operator (YC) validated the automatic identifications with existing identification keys, including updated species lists for each region. Identification to species level was achieved for about 80 % of the calls, but two pairs of species from the genus *Myotis* (*Myotis mystacinus* and *M. brandtii*; *M. myotis* and *M. blythii*) could not be separated. Fourteen plots were excluded due to bat recorder failure. We therefore analysed bat species and functional richness for a subset of 195 out of the 209 plots. Species richness was defined as the number of species of bats (or pairs of *Myotis* bat species) recorded per forest plot.

The 209 bird communities were surveyed by carrying out a single point-count per plot, truncated at a 80 m radius. Four trained observers (YC, LB, JYB and JN) recorded all birds heard and seen within the plot, except flyovers, during a 15-minute period. Bird counts were performed during the first four hours after sunrise, on days without adverse weather conditions such as strong wind or heavy rain. Bird species richness was defined as the number of bird species recorded around the observer per forest plot.

3.4.3 Functional diversity

We approximated bird and bat functional richness by using a set of 10 ecological attributes known to be associated with sensitivity to habitat and climatic gradients (Barbaro & van Halder, 2009): conservation status, biogeographical range, trophic and foraging guilds, fecundity, nest site location, body size, home range size, migration status and breeding phenology (Appendix S1-2 (Cramp, 1994; Burfield *et al.*, 2004; Dietz *et al.*, 2009). We calculated the functional richness as the volume of ecological space occupied by the bird or bat community of a given plot based on species local occurrence (Laliberté & Legendre, 2010). We also calculated the functional evenness to estimate the homogeneity of dispersion in the multidimensional trait space (Mason *et al.*, 2013), using the R-package FD (Laliberté & Legendre, 2010).

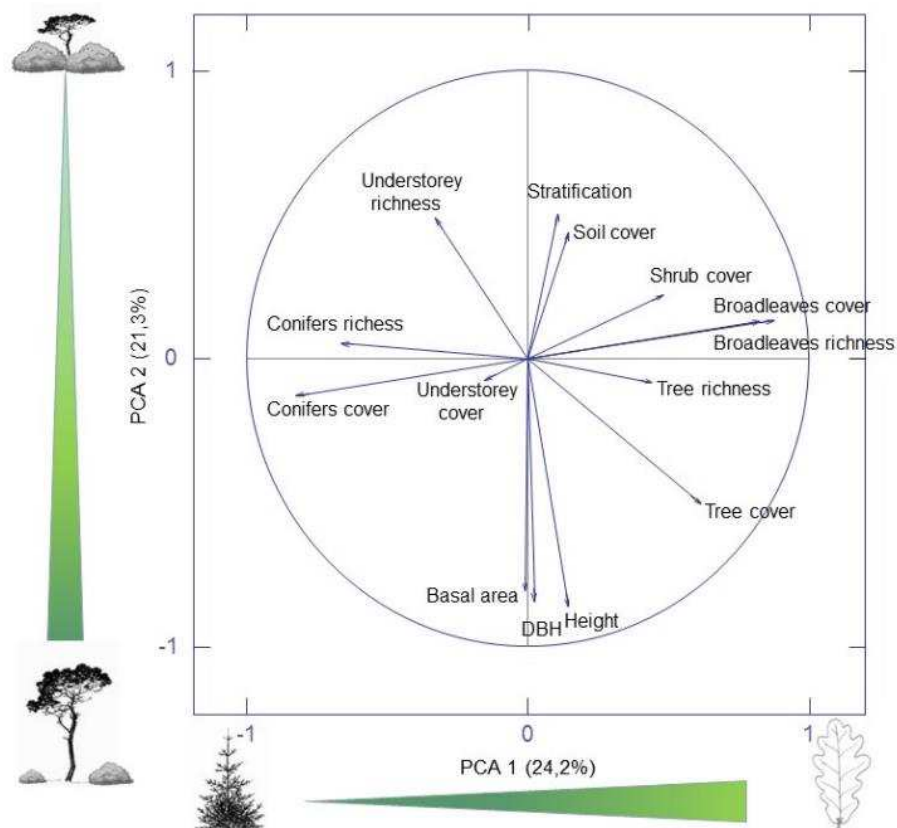


Figure 2: Ordination biplots of the PCA for forest composition and structure variables in the 209 sampled plots.

3.4.1 Data analysis

We first investigated correlations between bird and bat diversity metrics with Spearman's rank correlation coefficients. As variables describing forest plot composition and structure were inter-correlated, we summarised them by the first two axes of a principal component analysis (Figure 2). The first axis (PCA1, accounting for 24.2% of total variance) was associated with plot composition, ranging from plots dominated by conifers (negative values) to broadleaved trees (positive values). The second axis (PCA2, 21.3% of total variance) corresponded to a gradient of stand structure, ranging from plots with large, tall trees and clear understorey (negative values) to younger stands with denser, more stratified understorey vegetation.

We tested the effects of habitat and their latitudinal variation on bat and bird diversity with linear mixed models (functional richness and evenness were square root-transformed for normality) and mixed generalised linear models with a Poisson distribution (for species richness). We accounted for the hierarchical structure of the dataset by structuring the intercept with nested random effects of sampling day within country (Grueber *et al.*, 2011). We also controlled for differences in target tree species across regions by adding a random effect of plot composition, with 92 possible modes corresponding to tree species compositions. We first built a maximum covariate structure including additive effects of forest composition (PCA1), forest structure (PCA2), latitude, and interactions between latitude and PCA1 and PCA2. We built the complete set of models nested within this maximum structure and selected the best combinations of fixed variables on the basis of the corrected Akaike's information criterion (AICc; (Burnham, 2002). If candidate models were separated by less than two AICc units, we accounted for the uncertainty in model selection by calculating model-averaged parameter estimates, considering a variable to be significant if its 95% confidence interval did not include zero (Burnham, 2002; Grueber *et al.*, 2011). We also calculated the relative variable importance (RVI) of each predictor as the sum of AICc weights w_i over all the models including a given predictor (Barton, 2013). All models were checked for overdispersion and spatial autocorrelation, but no residual structure justified further model complexity. We performed all analyses in R software, with the relevant packages (R Core Team, 2013).

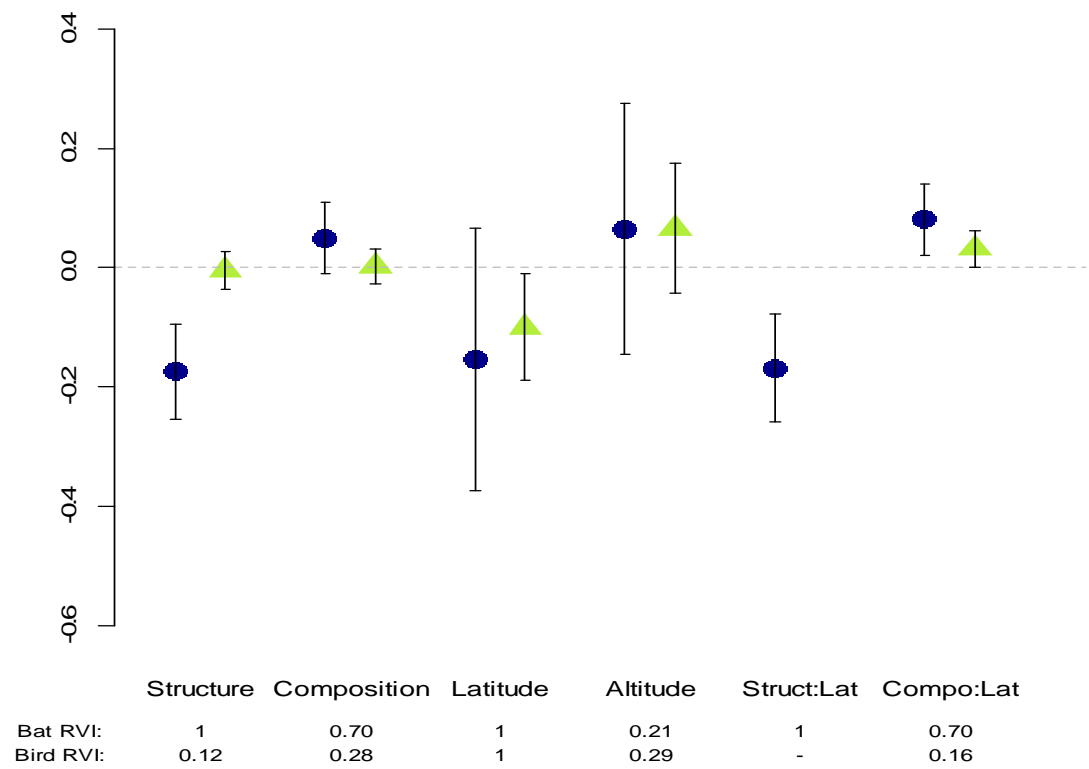


Figure 3: Estimate (\pm confidence interval) of coefficients for predictors selected in the averaged models for bat (blue circles) and bird (green triangles) species richness. Relative variable importance (RVI) is indicated below each predictor.

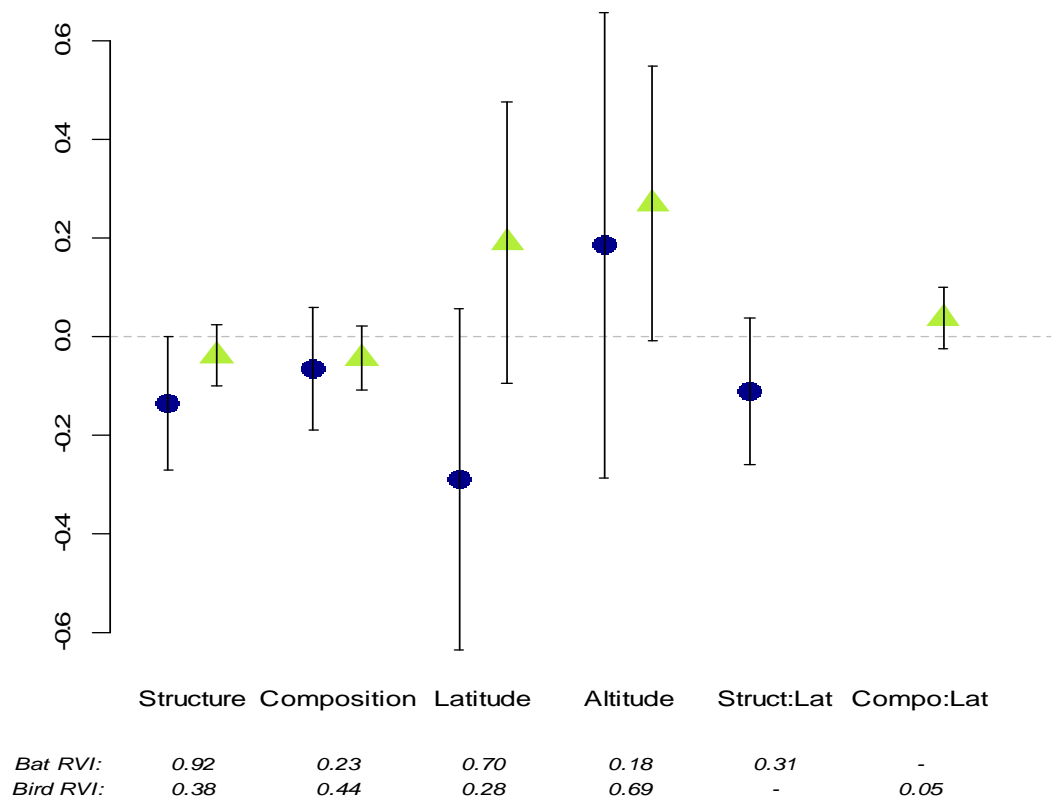


Figure 4: Estimate (\pm confidence interval) of coefficients for predictors selected in the averaged models for bat (blue circles) and bird (green triangles) functional richness. Relative variable importance (RVI) is indicated below each predictor.

3.5 Results

3.5.1 Correlations between bird and bat diversity

We recorded 26 bat species and 76 bird species in the 209 sampled forest plots. Functional richness ranged from 0.01 to 16.30 (mean 4.48 ± 3.69 SD) in bats and 2.15 to 17.41 (9.52 ± 4.04) in birds. Functional evenness was slightly lower in bats (0.07 to 0.99; 0.55 ± 0.23) than in birds (0.59 to 0.96; 0.79 ± 0.06). Bat and bird species richness were significantly but weakly correlated ($\rho = 0.28$, $P < 0.001$, $N = 195$), while we did not find any significant correlation between bats and birds for functional richness ($\rho = 0.14$, $P = 0.12$), or evenness ($\rho = -0.06$, $P = 0.49$).

3.5.2 Species richness

Bat species richness was best explained by interactions between latitude and forest structure or composition, indicating that the effects of habitat on bat communities change from southern to northern countries (Tab. 1). Bird species richness significantly decreased with latitude (Fig. 3). Forests dominated by broadleaved species and characterized by a clear understorey and high trees hosted more bat and bird species; and the magnitude of the effects of composition and structure increased with latitude (Fig. 3). Broadleaved trees (but not structure variables) also had an increasingly positive effect on bird species richness towards northern latitudes (Fig. 3). Altitude never had any significant effect in any models.

3.5.3 Functional richness and evenness

Bat functional richness increased significantly with tree size and decreased with tree density (Fig. 4), but remained unaffected by forest composition, latitude or their interaction (Table 1). Bird functional richness was not influenced by latitude, forest composition or structure (Table 1, Fig. 4).

Bat functional evenness was higher in younger stands with denser understorey, and the magnitude of this structural effect increased towards the north (Fig. 5). Bird functional evenness increased under the distinct effects of forest structure (being higher in younger and denser stands) and increasing latitudes (Table 1, Fig. 5).

Table 1: Model averaging results. Predictor names are as follows: *Compo* = forest composition; *Struct* = forest structure; *Lat* = latitude; *Alt* = altitude; * indicates interaction effects.

Bat species richness		AIC	Df	Rank
Best model	Compo+Struct+Lat+Compo*Lat+Struct*Lat	828.2	9	1
Second	Struct+Lat+Struct*Lat	829.1	7	2
Full	Compo+Struct+Lat+Alt+Compo*Lat+Struct*Lat	829.8	10	3
Intercept		843.9	4	24
Bat functional richness				
Best model	Struct+Lat	311.6	7	1
Second	Struct+Lat+Struct*Lat	311.7	8	2
Full	Compo+Struct+Lat+Alt+Compo*Lat+Struct*Lat	316.2	8	24
Intercept		313.5	5	7
Bat functional evenness				
Best model	Struct+Lat+Alt+Struct*Lat	-89.8	9	1
Second	Compo+Struct+Lat+Alt+Struct*Lat	-88.7	10	2
Full	Compo+Struct+Lat+Alt+Compo*Lat+Struct*Lat	-87.5	11	5
Intercept		-87.3	5	7
Bird species richness				
Best model	Lat	994.8	5	1
Second	Compo+Lat+Alt+Compo*Lat	996.2	7	2
Full	Compo+Struct+Lat+Alt+Compo*Lat+Struct*Lat	999.6	10	18
Intercept		998	4	11
Bird functional richness				
Best model	Compo+Alt	338.5	7	1
Second	Alt	338.5	6	2
Full	Compo+Struct+Lat+Alt+Compo*Lat+Struct*Lat	343.7	11	23
Intercept		338.8	5	4
Bird functional evenness				
Best model	Struct+Lat+Struct*Lat	-822.9	8	1
Second	Struct+Lat	-822.6	7	2
Full	Compo+Struct+Lat+Alt+Compo*Lat+Struct*Lat	-817.7	11	15
Intercept		-815	5	17

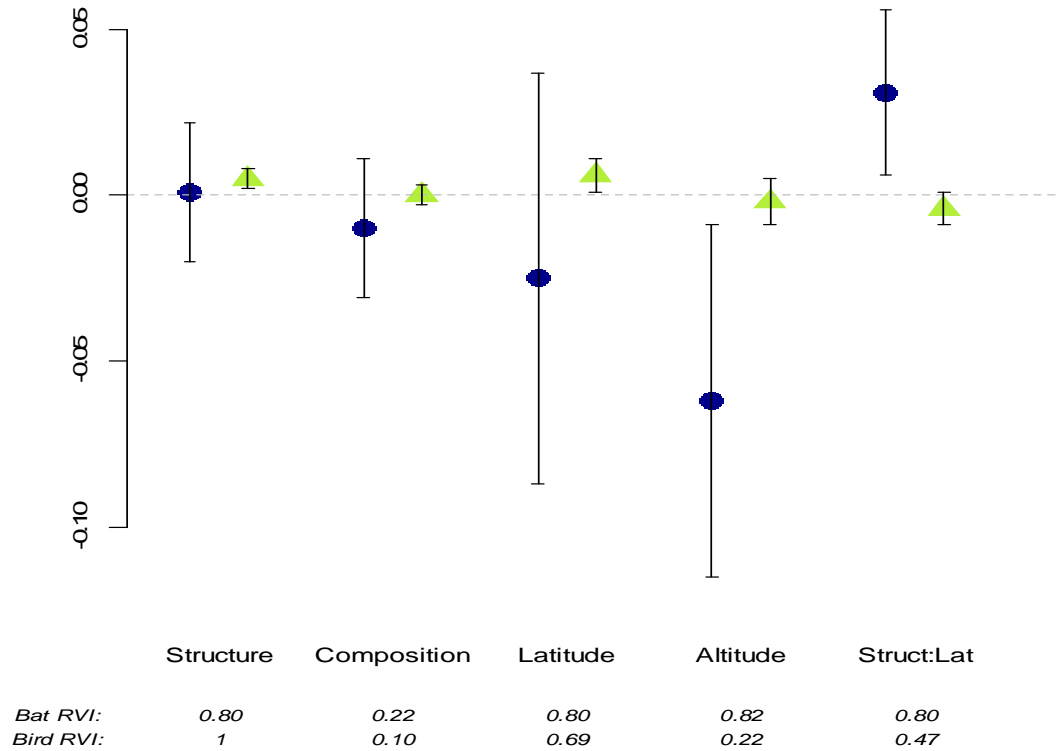


Figure 5: Estimate (\pm confidence interval) of coefficients for predictors selected in the averaged models for bat (blue circles) and bird (green triangles) functional evenness. Relative variable importance (RVI) is indicated below each predictor.

3.6 Discussion

We showed that forest bat and bird taxonomic diversity and functional evenness are increasingly affected by habitat composition and structure toward northern latitudes. However, and contrary to our prediction, the effects of habitat on functional richness were stationary. The direction of habitat effects on the two taxonomic groups were consistent with their foraging strategies and dietary requirements. Our results also confirm the influence of large-scale bioclimatic gradients on local-scale relationships between vertebrate communities and habitat.

Habitat effects on species richness are taxon-specific and reflect differences in life histories (Zhang *et al.*, 2013). Accordingly, bats and birds responded differently to forest habitat structure and composition. Most bats prefer stands with a low and clear understorey which provide optimum conditions for aerial acoustic foraging (Müller *et al.* 2012; Jung *et al.* 2012) whereas many forest birds locate their prey visually while gleaning on tree foliage or bark (Mäntylä *et al.*, 2008). However, in spite of these trait-mediated differences in habitat use, the functional richness of forest birds and bats did not vary with latitude or habitat, suggesting a weak turnover of functional traits and a high nestedness within the continental species pools of both taxonomic groups (Mayfield *et al.*, 2010; Villéger *et al.*, 2013). Meanwhile, functional evenness increased with latitude and towards younger and denser stands, reflecting higher levels of co-occurrence in functionally similar species (Villéger *et al.*, 2008). Functional homogeneity in local communities often results from strong environmental constraints (Dehling *et al.*, 2014), which suggests that early forest stages and northern areas have stringent filtering

effects on insectivore communities. The effects of tree richness and tree height may be due to two complementary processes. First, prey species diversity is expected to increase with plant species richness (Castagneyrol & Jactel, 2012) and prey abundance with occurrence of broadleaved trees, which have a richer arthropod fauna than conifers (Gil-Tena *et al.*, 2007). Second, the availability of tree microhabitats is known to increase with forest stand age and the presence of broadleaves (Vuidot *et al.*, 2011; Regnery *et al.*, 2013).

The species-energy theory predicts a positive correlation between species richness and available energy (Pautasso & Gaston, 2005), particularly for insectivore species richness (Kissling *et al.*, 2012). The decrease in energy input northwards is therefore accompanied with decline in the size of species pools and habitat carrying capacity (Pautasso & Gaston, 2005; Kissling *et al.*, 2012), thus increasing the strength of habitat filtering processes (Hurlbert, 2004). Accordingly, the effects of forest composition and structure on bat and bird species richness increased with latitude, indicating that local habitat characteristics and large-scale processes jointly shape bat and bird communities (Zhang *et al.*, 2013; Goetz *et al.*, 2014). However, in our study, the latitudinal decline in species richness was not followed by a decrease in functional richness. This suggests that the latitudinal decrease in habitat carrying capacity had a greater impact than the functional turnover in biogeographic species pools for triggering spatial differences in habitat effects. Accordingly, most of forest bat and bird species have broad European distributions (Böhm *et al.*, 2011a) and their continental diversity is relatively low, making local changes in resource availability and habitat suitability more stringent determinants of local community assembly processes than the composition of regional species pools.

3.7 Conclusions

We detected latitudinal variation in the effects of habitat structure and composition on bat and bird diversity. This is consistent with the prediction that community assembly processes are driven by an interaction between resource and energy gradients at the continental scale and habitat filters at the local scale (Ricklefs, 2004). We observed a stronger imprint of environmental gradients on species richness than on functional richness, suggesting that forest insectivore communities are functionally nested, although this hypothesis needs further research. The greater stationarity of relationships between habitat features and functional richness or evenness also suggests that contrary to habitat carrying capacity, niche availability and diversity are constant across the continent in forests. Our results exemplify how studying spatial variation in correlations between diversity and habitat gradients may bring insight into the joint effects of biogeographic factors and local community assembly processes. We therefore advocate greater attention to spatial non-stationarity in ecological patterns.

Acknowledgements

We are grateful to FunDivEurope site managers for assistance in fieldwork. We also thank Inge van Halder, Fabrice Vetillard and Bastien Castagneyrol for help and advice at various stages of this study. J.-Y.B. received financial support from the CIRCE project under the AU Ideas program. The research reported here was conducted as part of the European FunDiv EUROPE project, which received funding from the European Commission's Seventh Framework Program under the grant agreement no 265171.

3.8 References

- Baeten, L., Verheyen, K., Wirth, C., Bruelheide, H., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Selvi, F., Valladares, F., et al. (2013) A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15, 281–291.
- Barbaro, L., Giffard, B., Charbonnier, Y., van Halder, I. & Brockhoff, E.G. (2014) Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Diversity and Distributions*, 20, 149–159.
- Barbaro, L. & van Halder, I. (2009) Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography*, 32, 321–333.
- Barton, K. (2013) Package “MuMIn”. Model selection and model averaging based on information criteria (AICc and alike).
- Böhm, S.M., Wells, K. & Kalko, E.K.V. (2011) Top-Down Control of Herbivory by Birds and Bats in the Canopy of Temperate Broad-Leaved Oaks (*Quercus robur*). *PLoS ONE*, 6, e17857.
- Burfield, I., Bommel, F. van, Gallo-Orsi, U., Nagy, S., Orhun, C., Pople, R.G., Zoest, R. van, Callaghan, D. & BirdLife International (2004) *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*, BirdLife International, Cambridge.
- Burnham, K.P. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd ed. Springer, New York.
- Castagneyrol, B. & Jactel, H. (2012) Unraveling plant–animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology*, 93, 2115–2124.
- Clarke, A. & Gaston, K.J. (2006) Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 2257–2266.
- Cramp, S. (1994) *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press, Oxford.
- Dehling, D.M., Fritz, S.A., Töpfer, T., Päckert, M., Estler, P., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2014) Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes. *Ecography*, no–no.
- Dietz, C., Nill, D. & Heltersen, O. von (2009) *Bats of Britain, Europe and Northwest Africa*, A & C Black, London.
- Evans, K.L., Warren, P.H. & Gaston, K.J. (2005) Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews*, 80, 1–25.
- Ferger, S.W., Schleuning, M., Hemp, A., Howell, K.M. & Böhning-Gaese, K. (2014) Food resources and vegetation structure mediate climatic effects on species richness of birds. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 541–549.
- Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H.V., Currie, D.J., Diniz-Filho, J.A.F., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O’Brien, E.M. & Turner, J.R.G. (2009) Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography*, 36, 132–147.
- Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Gil-Tena, A., Saura, S. & Brotons, L. (2007) Effects of forest composition and structure on bird species richness in a Mediterranean context: Implications for forest ecosystem management. *Forest Ecology and Management*, 242, 470–476.
- Goetz, S.J., Sun, M., Zolkos, S., Hansen, A. & Dubayah, R. (2014) The relative importance of climate and vegetation properties on patterns of North American breeding bird species richness. *Environmental Research Letters*, 9, 034013.
- Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J. & Jamieson, I.G. (2011) Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 699–711.
- Hurlbert, A.H. (2004) Species–energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters*, 7, 714–720.
- Hurlbert, A.H. & Stegen, J.C. (2014) When should species richness be energy limited, and how would we know? *Ecology Letters*, 17, 401–413.
- Jung, K., Kaiser, S., Böhm, S., Nieschulze, J. & Kalko, E.K.V. (2012) Moving in three dimensions: effects of structural complexity on occurrence and activity of insectivorous bats in managed forest stands. *Journal of Applied Ecology*, 49, 523–531.
- Kissling, W.D., Sekercioglu, C.H. & Jetz, W. (2012) Bird dietary guild richness across latitudes, environments and biogeographic regions. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 328–340.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Lee, P.-Y. & Rotenberry, J.T. (2005) Relationships between bird species and tree species assemblages in forested habitats of eastern

- North America. *Journal of Biogeography*, 32, 1139–1150.
- Mäntylä, E., Alessio, G.A., Blande, J.D., Heijari, J., Holopainen, J.K., Laaksonen, T., Piirtola, P. & Klemola, T. (2008) From Plants to Birds: Higher Avian Predation Rates in Trees Responding to Insect Herbivory. *PLoS ONE*, 3, e2832.
- Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. & Dray, S. (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24, 794–806.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S. & Vesik, P.A. (2010) What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 423–431.
- Mellin, C., Mengersen, K., Bradshaw, C.J.A. & Caley, M.J. (2014) Generalizing the use of geographical weights in biodiversity modelling. *Global Ecology and Biogeography*.
- Müller, J., Mehr, M., Bäessler, C., Fenton, M., Hothorn, T., Pretzsch, H., Klemmt, H.-J. & Brandl, R. (2012) Aggregative response in bats: prey abundance versus habitat. *Oecologia*, 169, 673–684.
- Osborne, P.E., Foody, G.M. & Suárez-Seoane, S. (2007) Non-stationarity and local approaches to modelling the distributions of wildlife. *Diversity and Distributions*, 13, 313–323.
- Pautasso, M. & Gaston, K.J. (2005) Resources and global avian assemblage structure in forests. *Ecology Letters*, 8, 282–289.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 361–371.
- R Core Team (2013) R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical Computing, Vienna.
- Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.-F. & Kerbiriou, C. (2013) Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecological Indicators*, 34, 221–230.
- Ricklefs, R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7, 1–15.
- Stevens, R.D., Cox, S.B., Strauss, R.E. & Willig, M.R. (2003) Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*, 6, 1099–1108.
- Villéger, S., Grenouillet, G. & Brosse, S. (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 671–681.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F. & Gosselin, F. (2011) Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation*, 144, 441–450.
- Zhang, J., Kissling, W.D. & He, F. (2013) Local forest structure, climate and human disturbance determine regional distribution of boreal bird species richness in Alberta, Canada. *Journal of Biogeography*, 40, 1131–1142.

3.9 Supplementary

Appendix S1: Life-history traits of bat species

Trait	Category	Reference
UICN European red list	Least Concern	http://www.iucnredlist.org/initiatives/europe (2013)
	Near-threatened	
	Vulnerable	
Foraging methods	Gleaning	Dietz <i>et al.</i> (2009)
	Mixed Gleaning/flying	
	Flying edge/close	
	Flying open	
Diet specialisation	Generalist	Dietz <i>et al.</i> (2009)
	Intermediate	
	Specialist	
Nursery site	Building	Dietz <i>et al.</i> (2009)
	Cave and rock	
	Tree	
Female fecundity	1 offspring	Dietz <i>et al.</i> (2009)
	1-2 offsprings	
	2-3 offsprings	
Body mass	< 7 g	Dietz <i>et al.</i> (2009)
	7-10 g	
	11-20 g	
	>20 g	
Migration	Resident	Dietz <i>et al.</i> (2009)
	Short-distance migrant	
	Long-distance migrant	
Biogeographical range	Northern	Dietz <i>et al.</i> (2009)
	Widespread	
	Southern	
Average birth date	Before June	Dietz <i>et al.</i> (2009)
	June	
	After June	
Home-range size	<100 ha	Dietz <i>et al.</i> (2009)
	101-500 ha	
	501-2000 ha	
	>2000 ha	

Appendix S2: Life-history traits of bird species

Trait	Category	Reference
European trends	Increasing or stable	Burfield <i>et al.</i> (2004)
	Recently declining	
	Long-term declining	
Foraging methods	Aerial feeders and raptors	Cramp <i>et al.</i> (1994)
	Ground prober	
	Ground gleaner	
	Understory gleaner	
	Canopy foliage gleaner or hawk	
	Bark forager	Cramp <i>et al.</i> (1994)
Diet	Carnivore	
	Insectivore	
	Mixed diet	
	Granivore	Cramp <i>et al.</i> (1994)
Nest site location	Cavity (building)	
	Cavity (tree)	
	Open, in tree	
	Open, in shrub	
	Open, on ground	Cramp <i>et al.</i> (1994)
Clutch size	<4 eggs	
	4 eggs	
	5-6 eggs	
	> 6 eggs	Cramp <i>et al.</i> (1994)
Body mass	< 15 g	
	15-24 g	
	25-49 g	
	50-200 g	
	> 200 g	Cramp <i>et al.</i> (1994)
Migration	Resident	
	Temperate migrant	
	Tropical migrant	Cramp <i>et al.</i> (1994)
Biogeographical range	Northern	
	Widespread	
	Southern	Cramp <i>et al.</i> (1994)
Average laying date	March	
	Early April	
	Late April	
	Early May	
	Late May and June	Cramp <i>et al.</i> (1994)
Home-range size	< 1 ha	
	1-4 ha	
	> 4 ha	

Appendix S3: Results of model averaging for bat and bird functional evenness, species and functional richness

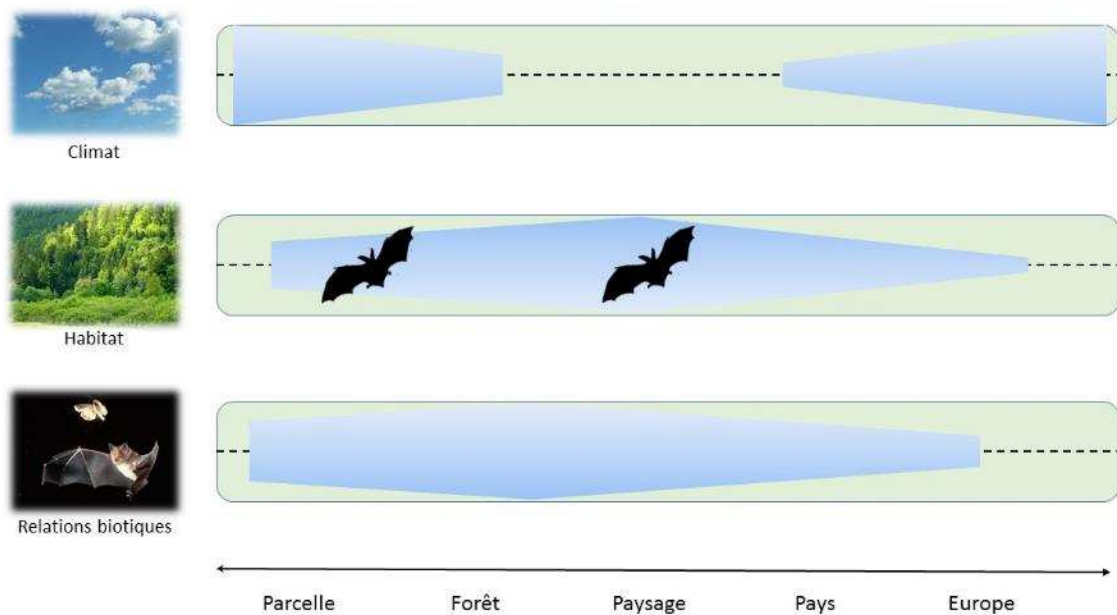
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	CI 2.5%	CI 97.5%	RVI	Best model	AIC	df	weight
								Struct+Compo+Lat+ (Struct*Lat)+(Compo*Lat)	828.2	9	0.36
Bat species richness											
Intercept	1.042	0.078	13.423	< 2e-16	0.890	1.194					
Composition	0.049	0.033	1.491	0.136	-0.015	0.113	0.70				
Structure	-0.174	0.042	4.184	0.000	-0.255	-0.092	1.00				
Latitude	-0.154	0.110	1.406	0.160	-0.370	0.061	1.00				
Composition:Latitude	0.081	0.033	2.448	0.014	0.016	0.146	0.70				
Structure:Latitude	-0.168	0.047	3.572	0.000	-0.260	-0.076	1.00				
Altitude	0.065	0.107	0.611	0.541	-0.144	0.274	0.21				
Bat functional richness								Struct+Lat	311.6	7	0.112
Intercept	1.742	0.210	8.311	<2e-16	1.331	2.152					
Structure	-0.135	0.068	1.985	0.047	-0.269	-0.002	0.92				
Latitude	-0.288	0.176	1.633	0.103	-0.634	0.058	0.70				
Structure:Latitude	-0.110	0.076	1.451	0.147	-0.259	0.039	0.31				
Composition	-0.065	0.064	1.026	0.305	-0.190	0.059	0.23				
Altitude	0.186	0.240	0.774	0.439	-0.285	0.657	0.18				
Bat functional evenness								Struct+Lat+Alt+Str:Lat	-89.8	9	0.194
Intercept	0.754	0.026	28.931	<2e-16	0.703	0.805					
Structure	0.001	0.010	0.110	0.912	-0.019	0.022	0.80				
Altitude	-0.062	0.027	2.300	0.021	-0.115	-0.009	0.82				
Latitude	-0.025	0.032	0.805	0.421	-0.087	0.036	0.80				
Structure:Latitude	0.031	0.013	2.430	0.015	0.006	0.057	0.80				
Composition	-0.010	0.011	0.924	0.355	-0.031	0.011	0.22				
Bird species richness								Lat	994.8	5	0.168
Intercept	2.357	0.040	59.293	<2e-16	2.279	2.435					
Latitude	-0.099	0.045	2.184	0.029	-0.188	-0.010	0.860				
Composition	0.002	0.015	0.119	0.906	-0.028	0.031	0.280				
Composition:Latitude	0.032	0.015	2.117	0.034	0.002	0.062	0.160				
Altitude	0.066	0.055	1.205	0.228	-0.042	0.174	0.290				
Structure	-0.004	0.016	0.219	0.827	-0.035	0.028	0.120				
Bird functional richness								Compo+Alt	338.5	7	0.093
Intercept	2.982	0.135	22.100	<2e-16	2.718	3.247					
Composition	-0.044	0.033	1.346	0.178	-0.109	0.020	0.440				
Altitude	0.270	0.142	1.899	0.058	-0.009	0.549	0.690				
Structure	-0.038	0.032	1.178	0.239	-0.100	0.025	0.380				
Latitude	0.191	0.146	1.307	0.191	-0.095	0.477	0.280				
Composition:Latitude	0.038	0.032	1.181	0.238	-0.025	0.102	0.050				
Bird functional evenness								Struct+Lat+ Str:Lat	-822.9	8	0.169
Intercept	0.888	0.003	276.157	<2e-16	0.882	0.894					
Structure	0.005	0.002	3.024	0.003	0.002	0.009	1.000				
Latitude	0.006	0.003	2.040	0.041	0.000	0.013	0.690				
Structure:Latitude	-0.004	0.002	1.570	0.117	-0.008	0.001	0.470				
Altitude	-0.002	0.004	0.486	0.627	-0.009	0.006	0.220				
Composition	0.000	0.001	0.336	0.737	-0.003	0.002	0.100				

4 A l'échelle du paysage : effets des feuillus sur les assemblages d'espèces saisonniers

Multi-scale effects of tree diversity on seasonal bat communities in pine plantation landscapes

Yohan Charbonnier, Pierre Gaüzère, Inge van Halder, Julien Nezan, Jean-Yves Barnagaud,
Hervé Jactel, Luc Barbaro

Landscape Ecology, Under review 29 sept 2014



Hypothèse générale :

La diversité en arbres modifie, de façon multi-échelle, la sélection d'habitat et l'organisation des communautés saisonnières de chiroptères.

Prédictions :

- introduire des chênes dans les parcelles de pin augmente l'activité et la richesse spécifique des chiroptères et modifie la composition des communautés ;
- accroître la quantité totale de boisements feuillus dans le paysage conduit à une augmentation de la diversité et de l'activité des chiroptères à l'échelle locale grâce à une quantité de ressources en proies et en gîtes plus importantes ;
- les changements de la disponibilité des ressources, au cours de leur cycle biologique, contraignent les chiroptères à modifier leur sélection d'habitat au cours des saisons.

4.1 Résumé

But : Dans les paysages en mosaïque, la distribution des espèces est pilotée par des processus multi-échelles, qui nécessitent d'estimer la quantité et la configuration spatiale des habitats et des structures clé de l'échelle locale à celle du paysage. Les chiroptères ont à la fois une position trophique élevée et une mobilité importante qui leur permet d'exploiter différentes ressources sur de grands domaines vitaux. Nous avons étudié les effets de la diversité des arbres sur les communautés de chiroptères en fonction de la quantité de feuillus dans les plantations de pins à l'échelle locale et dans une matrice dominée par la pinède à l'échelle du paysage.

Lieu : Forêt de plantation des landes de Gascogne.

Méthodes : Nous avons échantillonné les communautés de chiroptères, à trois périodes différentes de leur cycle biologique, en utilisant des enregistreurs automatiques le long d'un gradient forestier continu allant des monocultures de pin jusqu'aux peuplements de chênes purs, dans l'une des plus grandes zones de plantations de conifères en Europe. Nous avons utilisé des modèles mixtes pour analyser la richesse spécifique et l'activité des chiroptères, et des ordinations sous contraintes pour les variations spatio-temporelles des communautés.

Résultats : Le recouvrement des feuillus a un effet positif sur l'activité et la composition des communautés de chiroptères aux échelles locale et paysagère. Les communautés de chiroptères sont plus influencées par la composition du paysage alors que leur activité répond plus aux attributs locaux des parcelles tels que la structure ou la composition de l'habitat. Indépendamment de l'échelle, l'activité et la composition des communautés sont marquées par d'importants changements saisonniers.

Conclusion : Dans les paysages forestiers dominés par les plantations de conifères intensivement gérées le maintien de feuillus aux différentes échelles spatiales est probablement indispensable à la conservation des communautés de chiroptères diversifiées. Nous suggérons que les chiroptères montrent des réponses multi-échelles aux effets de la diversité des arbres, qui modifie, dans le temps et dans l'espace, la disponibilité des ressources en proies et en gîtes.

4.2 Abstract

Species distribution in mosaic landscapes is driven by multi-scale processes. The spatial configuration of key resources for forest bats should be then assessed by measuring habitat amount along continuous gradients from local to landscape scales. Temperate forest bats have both a high trophic position and high rates of mobility which allow exploiting resources over large home ranges. We therefore studied the effects of tree diversity on bats at multi-scales considering the amount of broadleaved trees within pine plantations and across pine plantation landscapes. We sampled seasonal bat communities using automatic ultrasound recorders along a gradient of tree mixture spanning from pine monocultures to pure oak stands within one of the largest European conifer plantation area, in south-western France. We used mixed models to analyse bat activity and species richness and distance-based constrained ordinations to partition the spatio-temporal variation of bat communities. Broadleaved tree cover positively affected bat activity and community composition at both local and landscape scales. Bat seasonal communities were more influenced by landscape composition while bat activity responded more to plot-level attributes. Irrespective of scale, both bat activity and community composition showed marked seasonal changes. Within intensively managed forest landscapes, dominated by fast-growing conifer plantations, the maintenance of broadleaved trees at both local and meso-scales is likely critical to the conservation of diverse bat communities. In accordance with the habitat amount theory, we suggest that bats respond to multi-scale effects of tree diversity through the relative availability of food and roost resources acting at different spatio-temporal levels.

Keywords: Bat conservation - Chiroptera - Deciduous trees - Forest management - Habitat amount - Mixed stands - Mosaic landscapes

4.3 Introduction

Species coexistence patterns are determined by habitat and resource configuration at multiple spatial scales, especially in mosaic landscapes (Sergio *et al.*, 2003; Bellamy *et al.*, 2013; Fahrig, 2013). Habitat features and their spatial configuration affect species communities at different scales according to temporal changes in species resources and requirements across different life-history periods (Klingbeil & Willig, 2010). Land use is then a driver of species distribution and abundance in habitat patches through changes in habitat composition of the surrounding matrix (Barbaro *et al.* 2007; Martin and Fahrig 2012). A recent study has even proposed that the amount of similar habitat surrounding a given habitat patch might be the most important factor determining species richness in this patch, irrespective of its configuration and isolation (Fahrig, 2013).

Under current global changes, forest vertebrate species face multi-scale habitat homogenization due to widespread intensification of forest management. In particular, the generalization of fast-growing conifer plantations is likely to hamper biodiversity conservation as compared to less intensively managed forests (Brockhoff *et al.*, 2008; Nájera & Simonetti, 2010). However, plantation forests may provide surrogate habitats for many taxa, including species of high conservation concern, or at least provide a suitable matrix for connecting natural forest remnants (Brockhoff *et al.*, 2008). For example, the presence of broadleaved fragments within landscapes dominated by plantation forests enables the maintenance of bird diversity (Estades & Temple, 1999; Barbaro *et al.*, 2007; Nájera & Simonetti, 2010), but only a few studies have analysed a similar effect on forest bats (Rodríguez-San Pedro & Simonetti, 2013; Meynard *et al.*, 2014). Yet, bats are increasingly acknowledged as insect predators which significantly contribute to insect pest regulation (Kunz *et al.*, 2011; Charbonnier *et al.* 2014). Moreover, how their diversity and habitat selection are affected by forest habitat quality and distribution in forest landscapes remains largely unexplored, although temperate bat communities include several taxa of high conservation value (Boughey *et al.*, 2011; Stone *et al.*, 2013).

Tree species diversity is likely to enhance animal diversity at multiple scales through increased habitat heterogeneity and cascading bottom-up effect on abundance and diversity of herbivores available for predatory bats (Tews *et al.*, 2004; Castagneyrol & Jactel, 2012). Embedding deciduous trees within coniferous plantations either at the local or the landscape scale is expected to increase the availability of two limiting resources for temperate bats, food and roost sites (Russo *et al.*, 2010; Boughey *et al.*, 2011). Deciduous trees host a richer arthropod fauna and more microhabitats providing more suitable bat roost sites than conifers (Gil-Tena *et al.*, 2007; Castagneyrol & Jactel, 2012; Regnery *et al.*, 2013; Müller *et al.*, 2014). Moreover, the accessibility of prey and roost resources for bats varies with tree density, height and understorey cover, with different effects between species and functional guilds (Jung *et al.*, 2012; Müller *et al.*, 2013). Although few landscape-scale studies have been conducted in temperate forests, bat communities are known to depend narrowly on the amount and configuration of suitable habitat patches within the landscape matrix (Ethier & Fahrig, 2011; Bellamy *et al.*, 2013).

Bats can modify their foraging behaviour and adjust their home range size across seasons in order to match resource location and phenology (Akasaka *et al.*, 2009; Klingbeil & Willig, 2010). However, studies that quantify the effects of habitat and landscape features on bat communities are generally restricted to the breeding period (Ethier & Fahrig, 2011; Meynard *et al.*, 2014). Assessing the seasonal effects of multi-scale tree diversity on bat community composition may highlight the temporal change in resource use by forest bats. Although season is expected to influence bat activity (Ethier & Fahrig, 2011) and habitat selection (Frey-Ehrenbold *et al.*, 2013), these predictions need to be confirmed. Here, we specifically investigated the multi-scale effects of oaks (*Quercus* spp) - maritime pines (*Pinus pinaster*) mixtures on the composition and diversity of bat communities, and their seasonal changes. We tested the following hypotheses: (i) introducing deciduous trees within conifer stands increases bat activity and species richness and changes the composition of bat communities compared to pine monocultures; (ii) increasing the amount of deciduous tree patches in the landscape affects positively bat diversity and activity at the local scale, through increased food and roost resources; and (iii) temporal changes in resource availability during bat life cycle modifies habitat selection in accordance with seasonal bat requirements.

4.4 Material and methods

4.4.1 Study area

We set our study in an intensively managed plantation forest spanning c.10 000 km² in the Landes de Gascogne region, south-western France. The region has a thermo-atlantic climate and a low elevation (c. 50 m a.s.l.). The landscape is dominated by plantations of native maritime pine with a rotation cycle of 40-50 years, creating mosaics dominated by even-aged, pure pine stands interspersed with herbaceous clearcuts, heathlands, firebreaks and sand tracks. In addition to remnant riparian forests, small and isolated fragments of deciduous woodlands dominated by *Quercus robur*, *Q. pyrenaica* and *Betula pendula* represent the only patches of unmanaged deciduous forest habitats within these plantation-dominated landscapes (Barbaro *et al.*, 2007).

4.4.2 Habitat variables at plot and landscape scales

We selected 21 circular forest plots with a radius of 50m, which corresponds to the theoretical maximum range of bat ultrasound recorders. We selected plots along a gradient of forest stand diversity ranging from pine monocultures to pure oak stands, including all available levels of pine-oak mixtures (suppl. Mat S1). We estimated pine-oak mixture level at the plot scale by measuring mean tree basal areas and then calculating the percent cover of broadleaved trees. We placed all plots at least 100m apart from stand margins to avoid edge effects on bat activity (Bellamy *et al.* 2013). We visually assessed vegetation cover in four vertical strata (< 0.5m, 0.5-2m, 2-16m and 16-32m). We quantified plot composition and structure using four variables known to be relevant for bat activity and specific richness: mean percent basal area of

broadleaved trees, tree height recorded as the mean height of the 10 highest trees, Shannon's diversity index of stratification based on the percentage cover of the four strata and number of standing dead trees (Russ & Montgomery, 2002; Müller *et al.*, 2013; Regnery *et al.*, 2013; Ferger *et al.*, 2014).

We mapped land-use with Q-gis, based on high resolution aerial orthophotographs of the sampled area from summer 2012, and calculated the area covered by pine plantations, broadleaved patches, open habitats and urban areas within buffers of 250 and 500m centred on each plot. We also computed a Shannon index of landscape diversity using the proportions of the four land use types. The spatial extents selected for landscape buffers correspond to average bat home range and foraging distance respectively (Bellamy *et al.* 2013). However the two buffer sizes produced similar results; hence we only discuss those obtained with the 500m scale.

4.4.3 Bat sampling

We sampled bat communities with automatic ultrasound bat detector systems (Sound Meter SM2Bat, Wildlife acoustics) fitted with multidirectional microphones. Timers were set up to record all night long, from 1h before sunset to 1h after sunrise. We sampled bats on each plot during two consecutive nights, avoiding rain, wind speeds >30 km/h and temperatures lower than 10°C. We repeated the sampling three times in 2012: in May during the gestation period, in June corresponding to the suckling period and in late August when individual bats disperse before the swarming and wintering periods.

A trained operator (YC) first identified bat calls using automatic software (Sonochiro v3.2.3) with confirmation obtained by using Batsound 4.1., based on identification keys (Barataud & Tupinier, 2012) and a regional atlas of bat distribution (Ruys & Bernard, 2014). We achieved species level identification for most calls, but we had to pool four pairs of closely-related species to avoid misidentification: *Myotis* spp (Myosp), *Pipistrellus kuhlii* and *P. nathusii* (KuhlNat), *Plecotus austriacus* and *P. auritus* (Plesp) and *Eptesicus serotinus* and *Nyctalus leisleri* (Nyctaloid). We approximated bat activity as the number of bat passes per species or species pairs. A bat pass was defined as a sequence of two or more pulse calls, separated from other calls by at least one second (Jung *et al.* 2012). Prior data analyses, we applied species-specific coefficients to account for changing rate of detection per species according to call frequency (Barataud & Tupinier, 2012).

4.4.4 Data analyses

We tested the effects of tree diversity at local stand and landscape scales on bat activity and species richness using linear mixed models. We tested for temporal change in bat relationships to their habitat, at each scale, by allowing the coefficients of habitat variables to vary among seasons (May, June or August) through an interaction term. We accounted for the hierarchical structure of data (repeated sampling periods for each plot) by adding plot identity as a random effect on the intercept. As our response variables exhibited large variability between two

consecutive nights, we averaged bat activity per species, plot and sampling session, and log-transformed the mean bat activity to improve normality. In addition to standard quality checks, we assessed the homoscedasticity of residual errors and Y~X independence. The models were based on the following structure:

$$Ba = \alpha + (\beta Oak + \psi Oak^2 + \gamma Stratif + \delta Dt + \epsilon Th) * \phi Se + (1|plot)$$

Where the response variable (*Ba*) was the bat activity per plot or the species richness per plot, the plot explanatory variables were proportion of oak (*Oak*), stratification diversity index (*Stratif*), number of dead trees (*Dt*) and tree height (*Th*).

If there was a positive effect of mixing pines and oaks, the maximum bat activity or richness should be observed at intermediate levels of oak cover, i.e. the effect of *Oak* should be curvilinear. We therefore add a quadratic term in the model (*Oak*²). All these latter explanatory variables were tested in interaction with the season (*Se*). At the landscape scale, the model structure was similar with different explanatory variables: area cover of deciduous forests, open habitats, urban areas and landscape diversity within 500m-buffers. We ranked all possible sub-models nested within local or landscape-level maximum model structures using AICc (Burnham, 2002), and considered that the best model had to be separated from others by at least two AICc units. If several model structures were retained, we accounted for uncertainty in model selection by computing model-averaged parameter estimates, considering a variable as significant if its 95% confidence interval did not bracket zero (Burnham, 2002; Grueber *et al.*, 2011). We further computed the Relative Variable Importance (RVI) of each predictor as the sum of AICc weights over all the selected models (Barton, 2013).

We used distance-based Redundancy Analysis (dbRDA, (Legendre & Anderson, 1999; Anderson & Willis, 2003) to assess whether forest composition and structure affect the composition of bat communities at the plot and/or landscape scales. We first performed dbRDA to estimate the separate effects of the plot and landscape scale predictors. Then, we tested the joint effects of the two spatial scales in a global dbRDA. In both analyses, we introduced season as covariate. Finally, we performed several partial dbRDA with variation partitioning to decompose the variance explained by independent and joint effects of stand variables, landscape variables and sampling season (Anderson & Cribble, 1998; Legendre *et al.*, 2005). All significant predictors from the first step were included, and grouped within three sets of explanatory variables (local, landscape and season). The total amount of explained variance was thus partitioned into seven fractions: independent effect of local variables (a); independent effect of landscape variables (b); independent effect of sampling season (c); joint effect of local and landscape (d); joint effect of local and season (e); joint effect of landscape and season (f); joint effect of the three sets of variables (g) (Heikkinen *et al.*, 2004; Barbaro *et al.*, 2007). We performed significance test for each term assessed sequentially from first to last and marginal tests (marginal term in a model with all other terms) to analyze separately the effect of each predictor (Walsh & Mac Nally, 2014). The significance of each effect was assessed with Monte Carlo permutation tests (9999 permutations). We performed all analyses on R (R Core Team, 2013) with lme4, MuMin, hier.part and vegan packages.

4.5 Results

4.5.1 Bat activity and species richness

We recorded 107 999 passes identifiable to species or species pair levels. Among them, 56224 (52% of the identifiable passes) were attributed to *Pipistrellus pipistrellus*, 42692 (39.5%) to KuhlNat, and 4378 (4%) to Nyctaloid. The other 4.5% corresponded to Myosp (2976 passes), *Barbastella barbastellus* (752), *Plecotus* spp (720), *Rhinolophus hipposideros* (180), *Rhinolophus ferrumequinum* (50) and *Nyctalus noctula* (27). Since we found no effect of the quadratic term (Oak^2) at the plot scale, we removed it from further models in order to increase model parsimony. The proportion of oak trees was the only significant explanatory variable, showing a positive effect on bat activity (Fig. 1 and 2). Bat species richness did not respond to any plot-level variable: oak proportion, tree height, stratification index and dead trees (Fig. 2 and Suppl. S1 and S3). Bat activity was lower in June (Suppl. S2) and species richness was significantly lower in May and June than in August (Fig. 2 and Suppl. S3). At the landscape scale, bat activity and richness were not significantly affected by any single predictor (Fig. 3). However, bat activity was significantly lower in June compared to the two other months (Suppl.S3) and there was a significant interaction between deciduous cover and season with a positive effect in May (Fig. 3) and between urban cover and season with a negative effect in June.

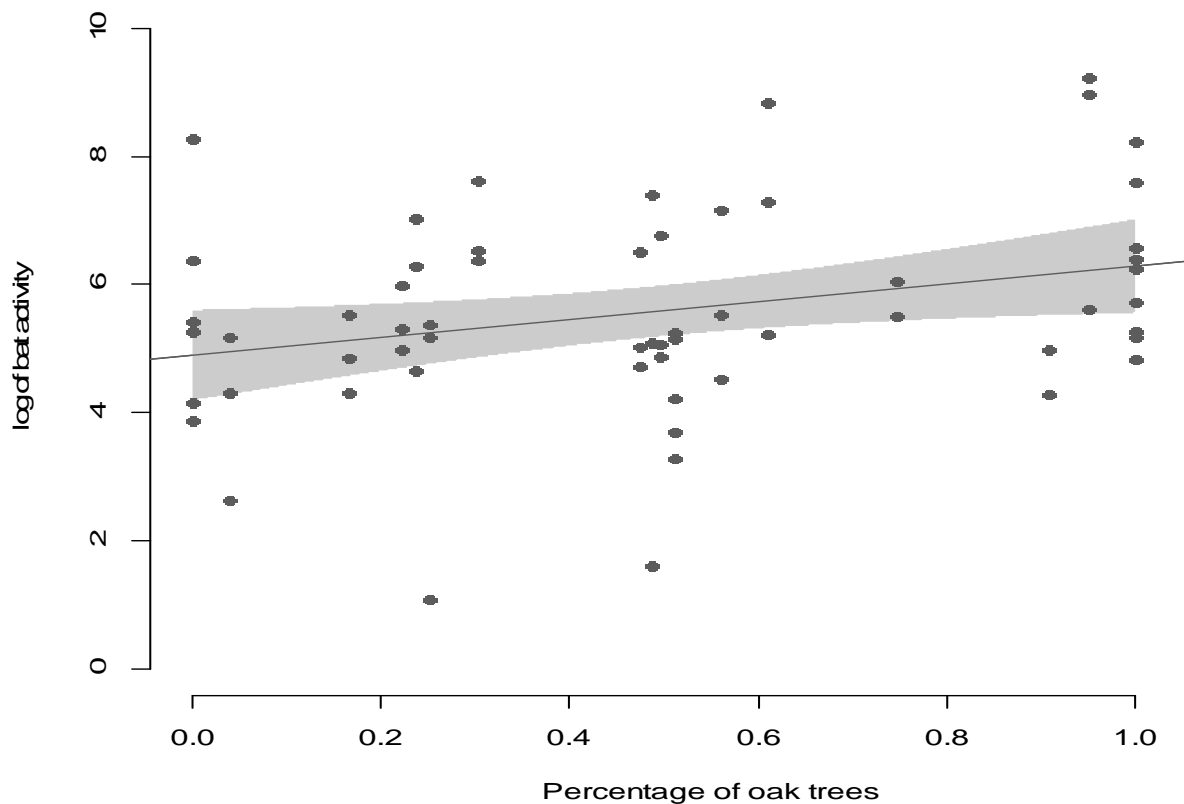


Figure 1. Log of bat activity as a linear function of percent basal area of oak trees in pine stands (grey area refers to the 95% confidence interval).

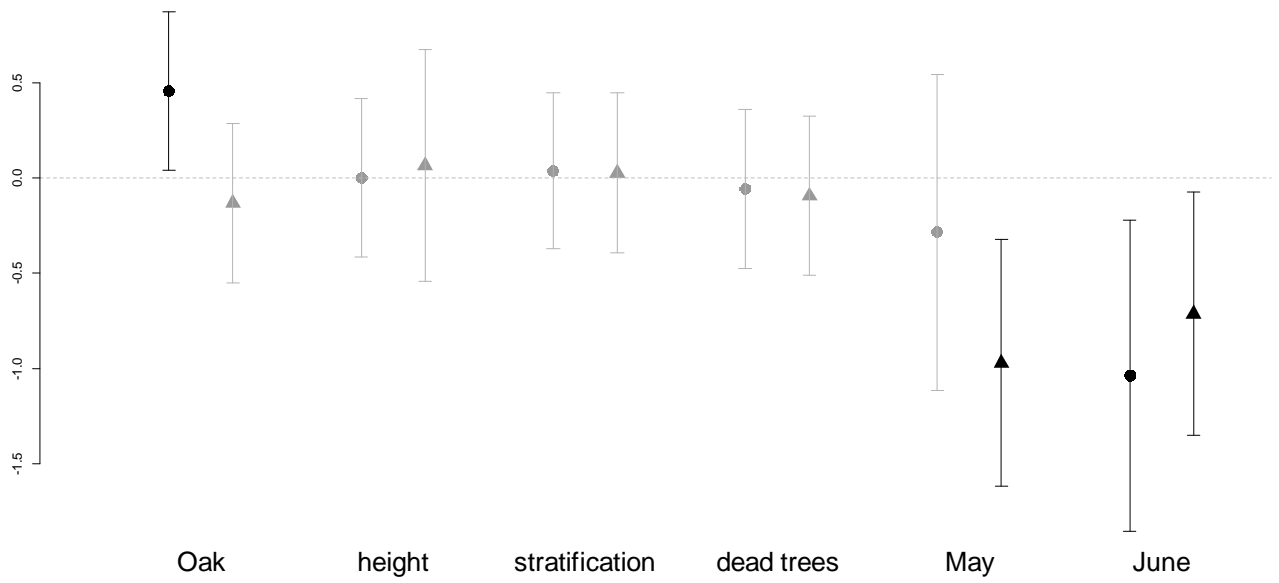


Figure 2. Estimates (\pm confidence interval) of coefficients for the plot-level predictors selected by model averaging for bat activity (circles) and bat species richness (triangles). Significant effects are indicated in black.

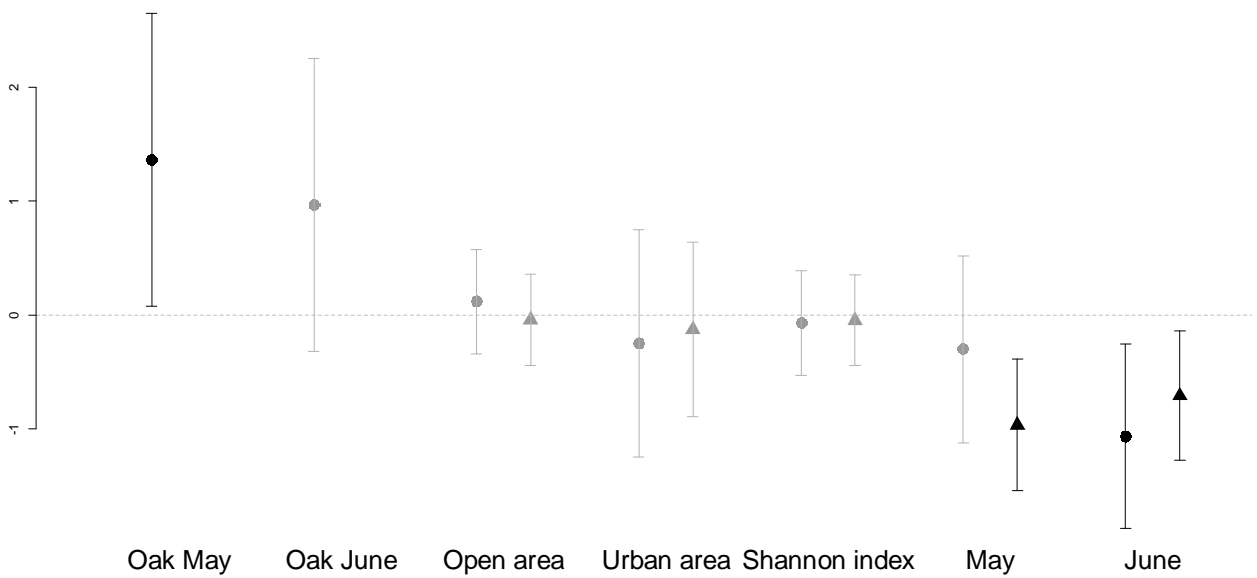


Figure 3. Estimates (\pm confidence interval) of coefficients for the landscape-level predictors selected by model averaging for bat activity (circles) and bat species richness (triangles). Significant effects are indicated in black.

4.5.2 Bat communities

Deciduous tree cover and sampling period were the main factors driving the ordination of bat communities at both local and landscape scales (Suppl. S4). When tested together, bat species were spread along ordination axes determined by deciduous trees variable at both plot and landscape scales (Fig. 4). Plesp and KuhlNat activities were related to low deciduous tree cover, while other species (*Nyctaloid*; *Rhinolophus ferrumequinum*; *Nyctalus noctula*; *Rhinolophus hipposideros*; *Myosp*; *Barbastella barbastellus*; *Pipistrellus pipistrellus*) were associated with mixed to deciduous tree-dominated stands. At the local scale, mean tree height influenced significantly bat community composition together with the oak-pine mixture gradient, with *Myosp*, *Plesp* and *KuhlNat* being less abundant in stand with taller trees. Bat community composition remained similar in May and June but changed during the summer period (August), due to an increasing abundance of *Myosp* and decreasing occurrence of *Nyctaloid*.

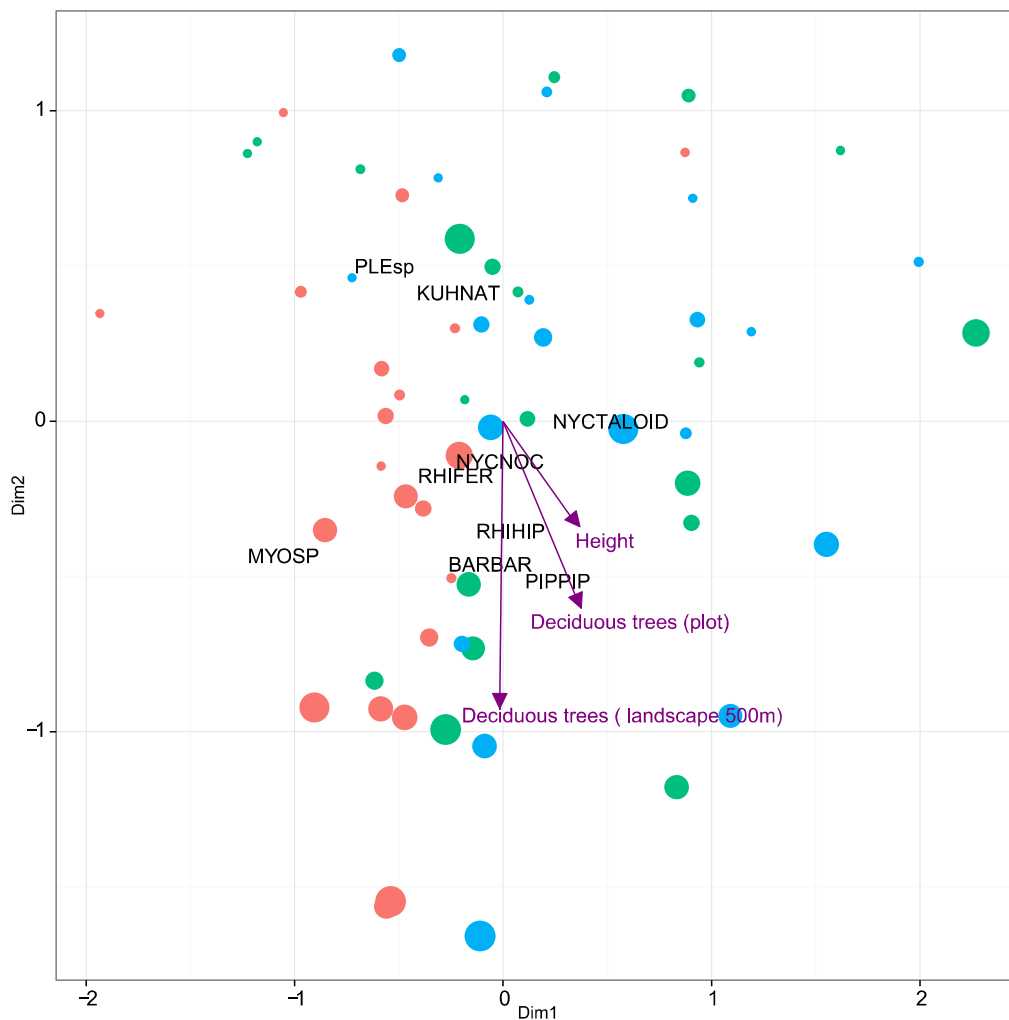


Figure 4. dbRDA ordination biplot of bat communities according to plot and landscape variables. Significant environmental predictors (see Table 1) are presented as purple arrows. Plot-level percentage cover of deciduous trees is proportional to dot size. Seasons are differentiated by dot colour (blue, May; green, June; red, August). Abbreviations of species or groups of species are as follows: PLEsp, *Plecotus* spp; KULHNAT, *Pipistrellus kuhlii*+*P. nathusii*; NYCTALOID, *Eptesicus serotinus* + *Nyctalus leisleri*; RHIFER, *Rhinolophus ferrumequinum*; NYCNO, *Nyctalus noctula*; RHIHIP, *Rhinolophus hipposideros*; MYOSP, *Myotis* spp; BARBAR, *Barbastella barbastellus*; PIPPIP, *Pipistrellus pipistrellus*.

Sampling period and descriptors at both spatial scales explained 12.7% of the total variation (Fig. 5). Variance partitioning revealed that each of the separate effects of local variables, landscape variables and sampling season were significant at $P < 0.05$ (Monte Carlo permutation tests). Landscape-scale predictors explained the highest part of variation (5.1%, $P < 0.05$), followed by sampling season (5.5%, $P < 0.01$) and plot-scale variables (3.8%, $P < 0.05$). The independent effects (after removing the joint effects of the two other variable sets) of sampling season explained more variance (6.2%, $P < 0.01$) than landscape (3.1%, $P < 0.05$) and plot variables (1.7%, $P < 0.05$). The joint effect of local and landscape variables explained 2.4% of the total variance and the parts of variance explained by other combinations of variable sets (e, g. and f) were negligible (Fig. 5).

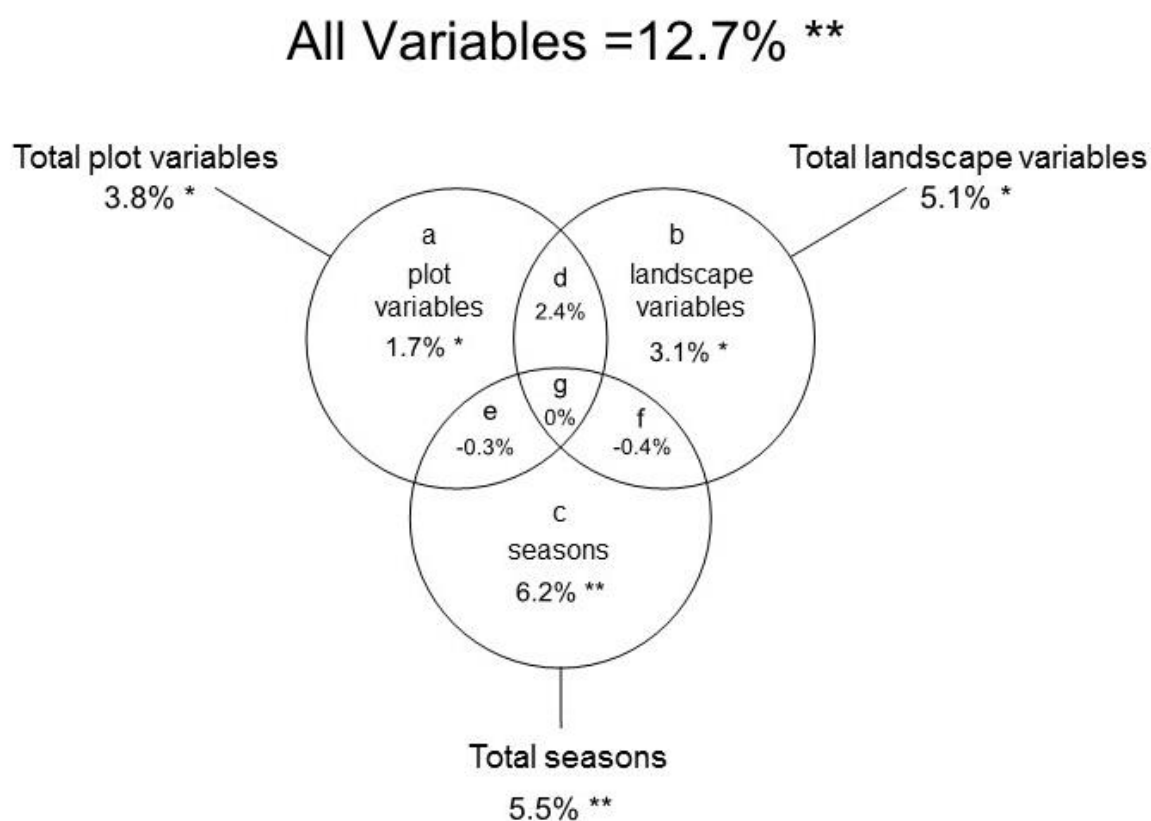


Figure 5. Variance partitioning in percentage of variation explained by a set of partial dbRDA for bat communities (adjusted R^2). Variation of the species data matrix is explained by three groups of explanatory variables: plot variables, landscape variables and sampling season. a, b and c are separate effects of plot, landscape and season variables, respectively; while d, e, f and g are fractions indicating their joint effects. Significance was assessed with Monte Carlo permutation tests (9999 permutations): *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, ns=non-significant. Nb: the adjusted R^2 formula allows for negative values, and must be considered as an estimate of zero.

4.6 Discussion

Our study showed that bat diversity was more influenced by forest composition than by forest diversity, at both stand and landscape scales, in pine plantation mosaics. Bat activity was mainly driven by stand features whereas bat community composition mainly depended on landscape configuration. Moreover, in both cases, these relationships changed with seasonal bat requirements. At both scales, deciduous tree cover was the key driver of bat species richness, activity and community composition.

4.6.1 Effect of deciduous trees on bats

Most European bat species are known to exploit woodland for foraging and roosting, but their responses to forest composition is poorly documented (Boughey *et al.*, 2011; Ethier & Fahrig, 2011). In our study, we did not observe any effect of tree species diversity (level of oak - pine mixture) on bat species richness or activity, contrary to previous studies (Tews *et al.*, 2004; Castagneyrol & Jactel, 2012). Bat activity increased with proportion of oaks in forest stands, being maximal in pure oak patches. Deciduous forests are known to harbour higher insect prey diversity and availability (Russ & Montgomery, 2002; Boughey *et al.*, 2011) and more microhabitats for roosting than conifer forests in Europe (Ciechanowski, 2005; Müller *et al.*, 2014). Even anthropophilous bat species like serotine bats or common pipistrelle forage more actively in the presence of deciduous trees than conifers (Boughey *et al.*, 2011; Fuentes-Montemayor *et al.*, 2013). This suggests that foraging requirements, more than roosting, explain the positive effect of oak trees observed on bat activity.

While the amount of deciduous tree led to significant, multi-scale effects on bat community composition by favouring particular species virtually absent from pine monocultures, it did not affect bat species richness. These results are consistent with previous studies showing that bat species richness is similar in plantations and unmanaged forests in spite of high species turnover (Harvey & Gonzalez Villalobos, 2007; Meynard *et al.*, 2014). Deciduous stands have comparatively higher conservation value, due to a positive effect of deciduous trees at both plot and landscape scales on threatened species. Increasing the area of extensively managed broadleaved forest actually led to an increased activity of the threatened western barbastelle bat (Russo *et al.*, 2004, 2010). Moreover, it also increased the activity of others species with unfavourable conservation status at both the French and European level, including *Rhinolophus hipposideros*, *R. ferrumequinum*, *Myotis emarginatus*, and *M. Myotis* (Temple & Terry, 2007).

4.6.2 Multi-scale effect of forest composition

Consistently with recent advances in landscape ecology theory (Fahrig, 2013), Bellamy *et al.* (Bellamy *et al.*, 2013) showed that local occurrence is determined by prey availability, while habitat amount and distance to roosting sites have more influence at larger scales. Indeed, bats rely on spatially scarce or clustered resources such as prey aggregates (Müller *et al.*, 2012) and roosting cavities (Rainho & Palmeirim, 2011). Here, we found a positive effect of deciduous

tree abundance on bat activity only at the local scale. This suggests that bats are able to fly across the pine plantation landscape matrix to select valuable foraging sites on the basis of stand tree composition, i.e., within deciduous patches.

Our results also indicate that the surrounding landscape composition was more important than local stand attributes in determining bat communities, e.g., as suggested by (Meynard *et al.*, 2014). The amount of suitable habitats at the landscape scale is likely to stand among the main structuring factors for bat communities through resource supplementation and complementation processes (Dunning *et al.*, 1992). Here, we suggest that the amount of deciduous habitat within a pine-dominated landscape matrix provides supplementary or complementary resources to forest bats. As habitat selection by individual bats and bat community assemblage act at different scales, a multi-scale study framework appears necessary to fully understand bat requirements according to forest tree composition and structure.

4.6.3 Seasonal effects on bat activity and diversity

We observed marked changes in bat habitat selection during their seasonal life cycle and irrespective of the spatial scale. Temporal variation in resource abundance and habitat quality is generally a source of uncontrolled variation in land-use studies (Lehnen, 2008). However, several studies have attempted to investigate seasonality in bat habitat selection (Williams-Guillen *et al.*, 2008; Klingbeil & Willig, 2010). Individual bats need to adjust their foraging strategies all year long in order to meet their changing feeding requirements in accordance with seasonal variability in abiotic conditions and prey abundance. For instance, in summer, female bats have higher energetic demands for feeding their off-springs but the abundance of insect is also maximum (Kunz & Stern, 1995; Crichton & Krutzsch, 2000). It is then generally observed that their home range size is reduced due to high prey availability within a short distance of their roost sites (Klingbeil & Willig, 2010). Our results support this hypothesis since bat activity in forest stands decreased markedly in June, likely related to an increased use of urban habitats by the predominantly anthropophilous species occurring in the study area. In early spring or late summer, when reproductive constraints are lower and prey are less available, bats spend more time exploring larger areas to forage on the highest quality food resources and consequently increase their activity in forest stands (Klingbeil & Willig, 2010). Such a major seasonal effect on bat communities suggests that temporal sampling is necessary to understand bat distribution patterns across their entire life cycle and to propose conservation measures in accordance with their seasonal requirements.

4.7 Conclusions

Our study demonstrated that the amount of deciduous trees affect bat activity and community at both local and landscape scales. These results therefore call for the maintenance and restoration of semi-natural forest remnants within forest plantations in order to improve the conservation of bat communities and enhance the ecosystem service of pest regulation they provide to pine plantations. The choice of spatial scales in landscape ecology remains a central question to account for the different requirements of species within bat communities. However, we suggest that the question of temporal scale is of equal importance for understanding habitat selection in forest bats. Further studies combining spatial and temporal approaches would thus increase the efficiency of conservation measures for bat communities.

Acknowledgements

We are grateful to Groupama and the Office National des Forêts for the permission to access their sites. We also thanks Fabrice Vetillard, Bastien Castagneyrol, Groupe Chiroptères d'Aquitaine, Elyomis and Amandine Theillout for helps and advices. The research reported here was conducted as part of the European FunDivEUROPE project, which received funding from the European Commission's Seventh Framework Program under the grant agreement no 265171. JYB received partial fundings from the Aarhus University Research Foundation and the Aquitaine Regional Council.

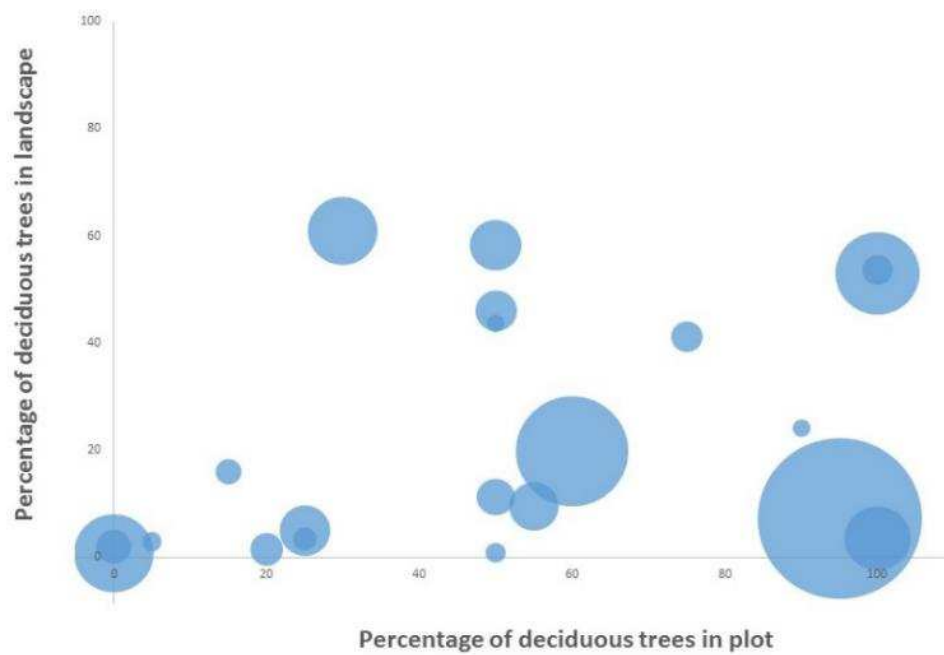
4.8 References

- Akasaka T, Nakano D, Nakamura F (2009) Influence of prey variables, food supply, and river restoration on the foraging activity of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) in the Shibetsu River, a large lowland river in Japan. *Biol Conserv* 142:1302–1310. doi: 10.1016/j.biocon.2009.01.028
- Anderson MJ, Cribble NA (1998) Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. *Aust J Ecol* 23:158–167. doi: 10.1111/j.1442-9993.1998.tb00713.x
- Anderson MJ, Willis TJ (2003) Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84:511–525. doi: 10.1890/0012-9658(2003)084[0511:CAOPCA]2.0.CO;2
- Barataud M, Tupinier Y (2012) Écologie acoustique des chiroptères d'Europe identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. *Biotope*; Muséum national d'histoire naturelle, Mèze; Paris
- Barbaro L, Rossi J-P, Vetillard F, et al. (2007) The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *J Biogeogr* 34:652–664. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01656.x
- Barton K (2013) Package “MuMIn”. Model selection and model averaging based on information criteria (AICc and alike).
- Bellamy C, Scott C, Altringham J (2013) Multiscale, presence-only habitat suitability models: fine-resolution maps for eight bat species. *J Appl Ecol* 50:892–901. doi: 10.1111/1365-2664.12117
- Boughey KL, Lake IR, Haysom KA, Dolman PM (2011) Effects of landscape-scale broadleaved woodland configuration and extent on roost location for six bat species across the UK. *Biol Conserv* 144:2300–2310. doi: 10.1016/j.biocon.2011.06.008

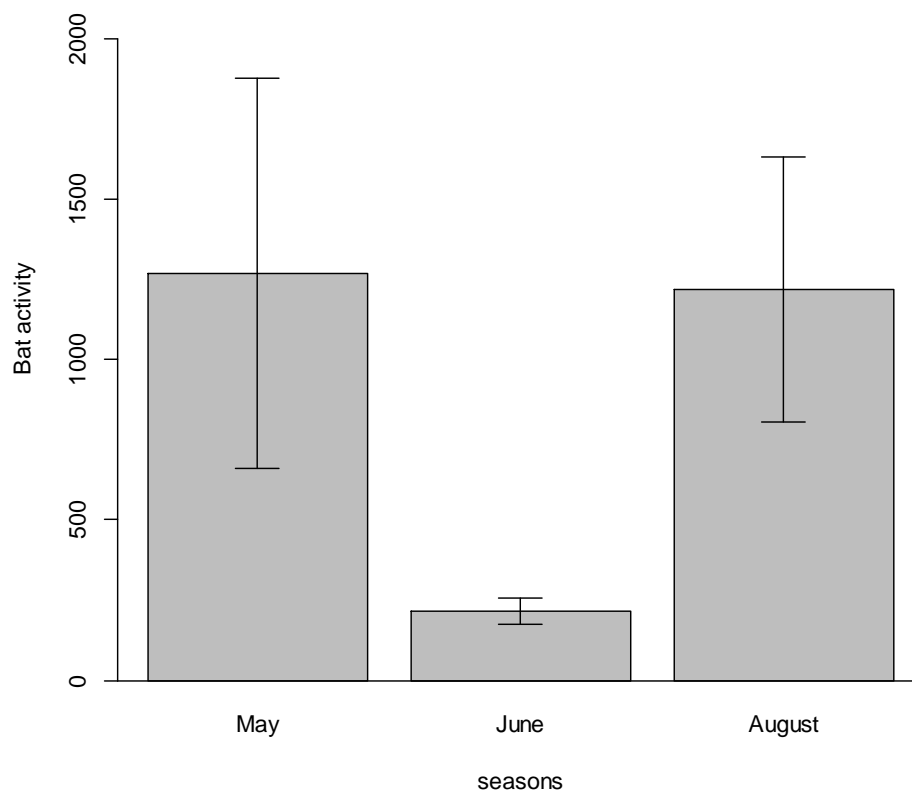
- Brockerhoff EG, Jactel H, Parrotta JA, et al. (2008) Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodivers Conserv* 17:925–951. doi: 10.1007/s10531-008-9380-x
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd ed. Springer, New York
- Castagneyrol B, Jactel H (2012) Unraveling plant–animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology* 93:2115–2124. doi: 10.1890/11-1300.1
- Charbonnier Y, Theillout A, Barbaro L, et al. (2014) Numerical and functional responses of forest bats to a major insect pest in pine plantations. *PLoS ONE*, in press.
- Ciechanowski M (2005) Utilization of artificial shelters by bats (Chiroptera) in three different types of forest. *Folia Zool* 54:31–37.
- Crichton EG, Krutzsch PH (2000) *Reproductive Biology of Bats*. Academic Press
- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR (1992) Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65:169–175. doi: 10.2307/3544901
- Estades CF, Temple SA (1999) Deciduous-Forest Bird Communities in a Fragmented Landscape Dominated by Exotic Pine Plantations. *Ecol Appl* 9:573–585. doi: 10.1890/1051-0761(1999)009[0573:DFBCIA]2.0.CO;2
- Ethier K, Fahrig L (2011) Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. *Landsc Ecol* 26:865–876. doi: 10.1007/s10980-011-9614-2
- Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40:1649–1663. doi: 10.1111/jbi.12130
- Ferger SW, Schleuning M, Hemp A, et al. (2014) Food resources and vegetation structure mediate climatic effects on species richness of birds. *Glob Ecol Biogeogr* 23:541–549. doi: 10.1111/geb.12151
- Frey-Ehrenbold A, Bontadina F, Arlettaz R, Obrist MK (2013) Landscape connectivity, habitat structure and activity of bat guilds in farmland-dominated matrices. *J Appl Ecol* 50:252–261. doi: 10.1111/1365-2664.12034
- Fuentes-Montemayor E, Goulson D, Cavin L, et al. (2013) Fragmented woodlands in agricultural landscapes: The influence of woodland character and landscape context on bats and their insect prey. *Agric Ecosyst Environ* 172:6–15. doi: 10.1016/j.agee.2013.03.019
- Gil-Tena A, Saura S, Brotons L (2007) Effects of forest composition and structure on bird species richness in a Mediterranean context: Implications for forest ecosystem management. *For Ecol Manag* 242:470–476. doi: 10.1016/j.foreco.2007.01.080
- Grueber CE, Nakagawa S, Laws RJ, Jamieson IG (2011) Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *J Evol Biol* 24:699–711. doi: 10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x
- Harvey CA, Gonzalez Villalobos JA (2007) Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodivers Conserv* 16:2257–2292. doi: 10.1007/s10531-007-9194-2
- Heikkinen RK, Luoto M, Virkkala R, Rainio K (2004) Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural–forest mosaic. *J Appl Ecol* 41:824–835. doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00938.x
- Jung K, Kaiser S, Böhm S, et al. (2012) Moving in three dimensions: effects of structural complexity on occurrence and activity of insectivorous bats in managed forest stands. *J Appl Ecol* 49:523–531. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02116.x
- Klingbeil BT, Willig MR (2010) Seasonal differences in population-, ensemble- and community-level responses of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos* 119:1654–1664. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18328.x
- Kunz TH, Braun de Torrez E, Bauer D, et al. (2011) Ecosystem services provided by bats. *Ann N Y Acad Sci* 1223:1–38. doi: 10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x
- Legendre P, Anderson MJ (1999) Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol Monogr* 69:1–24. doi: 10.1890/0012-9615(1999)069[0001:DBRATM]2.0.CO;2
- Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecol Monogr* 75:435–450. doi: 10.1890/05-0549
- Lehnen SE (2008) Incorporating temporal variation into landscape studies of wildlife. *Landsc Ecol* 23:877–878. doi: 10.1007/s10980-008-9223-x
- Martin AE, Fahrig L (2012) Measuring and selecting scales of effect for landscape predictors in species–habitat models. *Ecol Appl* 22:2277–2292. doi: 10.1890/11-2224.1
- Meynard CN, Soto-Gamboa M, Iii PAH, Frick WF (2014) Bats of the Chilean temperate

- rainforest: patterns of landscape use in a mosaic of native forests, eucalyptus plantations and grasslands within a South American biodiversity hotspot. *Biodivers Conserv* 1–15. doi: 10.1007/s10531-014-0697-3
- Müller J, Brandl R, Buchner J, et al. (2013) From ground to above canopy—Bat activity in mature forests is driven by vegetation density and height. *For Ecol Manag* 306:179–184. doi: 10.1016/j.foreco.2013.06.043
- Müller J, Jarzabek-Müller A, Bussler H, Gossner MM (2014) Hollow beech trees identified as keystone structures for saproxylic beetles by analyses of functional and phylogenetic diversity. *Anim Conserv* 17:154–162. doi: 10.1111/acv.12075
- Müller J, Mehr M, Bässler C, et al. (2012) Aggregative response in bats: prey abundance versus habitat. *Oecologia* 169:673–684. doi: 10.1007/s00442-011-2247-y
- Nájera A, Simonetti JA (2010) Enhancing Avifauna in Commercial Plantations. *Conserv Biol* 24:319–324. doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01350.x
- Rainho A, Palmeirim JM (2011) The Importance of Distance to Resources in the Spatial Modelling of Bat Foraging Habitat. *PLoS ONE* 6:e19227. doi: 10.1371/journal.pone.0019227
- R Core Team (2013) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Regnery B, Couvet D, Kubarek L, et al. (2013) Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecol Indic* 34:221–230. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.05.003
- Rodriguez-San Pedro A, Simonetti JA (2013) Foraging activity by bats in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations in central Chile. *Acta Chiropterologica* 15:393–398. doi: 10.3161/150811013X679017
- Russ J., Montgomery W. (2002) Habitat associations of bats in Northern Ireland: implications for conservation. *Biol Conserv* 108:49–58. doi: 10.1016/S0006-3207(02)00089-7
- Russo D, Cistrone L, Garonna AP, Jones G (2010) Reconsidering the importance of harvested forests for the conservation of tree-dwelling bats. *Biodivers Conserv* 19:2501–2515. doi: 10.1007/s10531-010-9856-3
- Russo D, Cistrone L, Jones G, Mazzoleni S (2004) Roost selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*, Chiroptera: Vespertilionidae) in beech woodlands of central Italy: consequences for conservation. *Biol Conserv* 117:73–81. doi: 10.1016/S0006-3207(03)00266-0
- Ruys T, Bernard Y (2014) Atlas des mammifères sauvages d'Aquitaine - Les Chiroptères., C.Nature. Le Haillan
- Sergio F, Pedrini P, Marchesi L (2003) Adaptive selection of foraging and nesting habitat by black kites (*Milvus migrans*) and its implications for conservation: a multi-scale approach. *Biol Conserv* 112:351–362. doi: 10.1016/S0006-3207(02)00332-4
- Stone EL, Jones G, Harris S (2013) Mitigating the Effect of Development on Bats in England with Derogation Licensing. *Conserv Biol* 27:1324–1334. doi: 10.1111/cobi.12154
- Temple HJ, Terry (2007) The status and distribution of European mammals. 48.
- Tews J, Brose U, Grimm V, et al (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J Biogeogr* 31:79–92. doi: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x
- Walsh C, Mac Nally R (2014) Hierarchical partitioning: Package hier.part.

4.9 Supplementary



S 1: Relationship between deciduous trees amount at crossed plot and landscape scales. Dot size indicates average bat activity per plot.



S 2: Mean bat activity per month ($\pm SE$)

S 3: Results of model averaging for bat species richness and bat activity according to plot- and landscape-scale predictors.

	Estimate	Std.Error	2.5% CI	97.5% CI	RVI
Species richness ~ plot scale					
June	-0.713	0.325	-1.351	-0.076	1
May	-0.972	0.33	-1.619	-0.325	
Oak trees	-0.133	0.214	-0.552	0.286	0.14
Tree height	0.066	0.309	-0.539	0.672	0.28
Tree height : June	-0.472	0.315	-1.089	0.144	height*sess=0.14
Tree height : May	-0.629	0.318	-1.251	-0.006	
Dead_tree	-0.095	0.213	-0.512	0.322	0.13
stratification	0.026	0.215	-0.395	0.447	0.12
Species richness ~ 250m buffer					
Urban area	-0.431	0.225	-0.871	0.009	1
June	-0.71	0.319	-1.336	-0.085	1
May	-0.971	0.324	-1.606	-0.336	
Deciduous_trees	0.323	0.299	-0.264	0.909	0.42
Deciduous_trees : June	-0.762	0.308	-1.366	-0.157	Decid*tree*sess=0.33
Deciduous_trees : May	-0.35	0.312	-0.962	0.262	
Shannon	0.163	0.19	-0.211	0.536	0.24
urban area : June	-0.521	0.321	-1.15	0.109	urban*sess=0.12
urban area : May	-0.25	0.323	-0.883	0.384	
Open area	0.061	0.193	-0.317	0.439	0.09
Species richness ~ 500m buffer					
Deciduous_trees	0.539	0.318	-0.083	1.163	0.71
Urban area	-0.124	0.389	-0.887	0.638	1
June	-0.708	0.29	-1.276	-0.139	1
May	-0.963	0.294	-1.54	-0.385	1
Urban area : June	-0.982	0.294	-1.559	-0.405	1
Urban area : May	-0.359	0.295	-0.937	0.219	1
Shannon	-0.046	0.202	-0.444	0.35	0.15
Open area	-0.042	0.204	-0.443	0.358	0.15
Bat activity ~ plot scale					
Oak trees	0.453	0.212	0.038	0.868	1
June	-1.037	0.416	-1.852	-0.221	1
May	-0.286	0.423	-1.114	0.542	
Dead_tree	-0.058	0.213	-0.476	0.36	0.18
Stratification	0.037	0.209	-0.372	0.446	0.18
Tree height	0	0.211	-0.414	0.413	0.17
Bat activity ~ 250m buffer					
Shannon	0.359	0.228	-0.088	0.807	0.59
June	-1.045	0.415	-1.859	-0.231	1
May	-0.307	0.422	-1.133	0.52	
Deciduous_trees	0.175	0.222	-0.26	0.609	0.23
urban area	-0.092	0.212	-0.509	0.324	0.19
Open area	0.061	0.27	-0.468	0.59	0.1

Bat activity ~ 500m buffer

June	-1.064	0.412	-1.874	-0.255	1
May	-0.301	0.419	-1.123	0.519	1
Deciduous_trees	0.298	0.486	-0.655	1.252	0.41
Urban area	-0.247	0.507	-1.242	0.747	0.41
Deciduous_trees : June	0.967	0.655	-0.317	2.253	0.12
Deciduous_trees : May	1.362	0.657	0.0748	2.65	0.12
Urban area : June	-1.476	0.683	-2.816	-0.137	0.12
Urban area : May	-1.215	0.634	-2.458	0.027	0.12
Open area	0.12	0.234	-0.339	0.579	0.11
Shannon	-0.07	0.232	-0.526	0.385	0.1

S4 Results of conditional and marginal Monte Carlo permutation tests for dbRDA: plot scale, landscape scale (500m) and global (both plot and landscape scale). cor.1 and cor.2 are the species – environment correlation value for each axis.

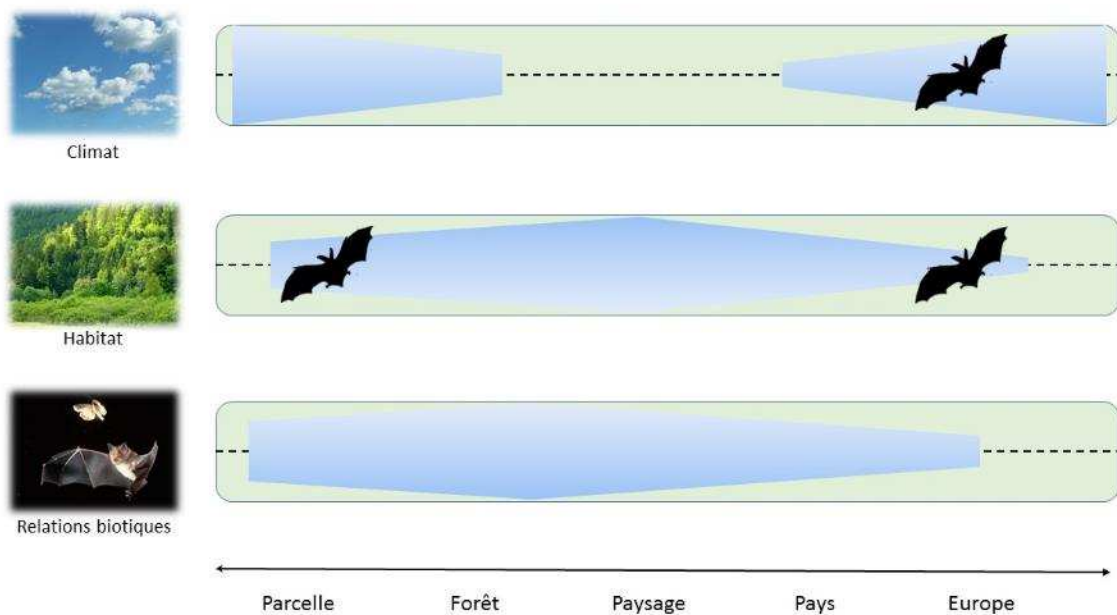
	cor. 1	cor. 2	Predictor	Df	Var	F	Cond. Pr(>F)	Marg. Pr(>F)
Plot	0.689	0.613	Deciduous	1	0.24	2.40	0.02	0.01
			Height	1	0.20	1.96	0.03	0.04
			Deadtree	1	0.06	0.62	0.76	0.72
			Season	2	0.49	2.45	0.01	0.01
			Stratif	1	0.07	0.67	0.67	0.76
Landscape	0.638	0.620	Open area	1	0.21	2.08	0.45	0.55
			Deciduous500	1	0.27	2.78	0.01	0.02
			Shannon	1	0.09	0.88	0.47	0.48
			Season	2	0.47	2.37	0.01	0.01
Global	0.697	0.743	Deciduous	1	0.24	2.46	0.01	0.01
			Stratif	1	0.10	1.00	0.49	0.83
			Height	1	0.17	1.74	0.08	0.06
			Deadtree	1	0.06	0.63	0.71	0.93
			Season	2	0.49	2.50	0.005	0.005
			Open area	1	0.14	1.42	0.18	0.65
			Deciduous500	1	0.21	2.11	0.04	0.08
			Shannon	1	0.09	0.88	0.5	0.41

5 A l'échelle de la parcelle : les chiroptères menacés sont favorisés par les feuillus et le bois mort

Tree-diverse mature forests: a key habitat for threatened European bats

Yohan Charbonnier, Luc Barbaro, Ewa Checko, Bogdan Jaroszewicz, Hervé Jactel

In prep., for Biological Conservation



Hypothèse générale :

Les structures-clés des habitats forestiers matures, dépendantes de la gestion forestière, sont déterminantes pour les espèces de chiroptères menacées en Europe.

Prédictions :

- une plus grande richesse spécifique des arbres, en augmentant la diversité des niches, conduit à une augmentation de l'activité, de la richesse et de la valeur patrimoniale des communautés de chiroptères ;
- une plus grande diversité de bois mort, en offrant d'autres types de gîtes et de proies, favorise les espèces menacées qui ont souvent des niches plus étroites ;
- un sous-bois plus dense, en limitant l'accès à la ressource, réduit l'activité totale des chiroptères, mais augmente celle des espèces menacées incluant de nombreuses espèces glaneuses.

5.1 Résumé

But : Dans le contexte des changements environnementaux rapides, les écosystèmes forestiers sont de plus en plus importants pour leur valeur économiques et leur rôle de refuge de la biodiversité. Les chiroptères assurent des services écosystémiques importants et un grand nombre d'espèces à forte valeur patrimoniale utilisent la forêt. Nous avons testé sur les espèces menacées de chiroptères les effets des structures forestières les plus modifiées par les pratiques sylvicoles.

Lieu : Europe.

Méthodes : Nous avons échantillonné les chiroptères dans 192 parcelles du réseau expérimental du projet FunDivEurope qui se composent de forêts matures variant dans leur richesse en arbres et leur degré de mixité. À l'aide de modèles linéaires mixtes nous avons testé les effets de la diversité des arbres, du bois mort et de la structure des parcelles sur les espèces de chiroptères le long d'un gradient latitudinal. Nous avons analysé les réponses des espèces européennes menacées inscrites à l'annexe 2 de la directive Habitat.

Résultats : Les arbres feuillus et le bois mort augmentent la capacité d'accueil des habitats forestiers, alors que la stratification du sous-bois réduit l'attractivité des parcelles. Ces effets ne sont pas stationnaires et leurs magnitudes se renforcent en remontant vers le nord en lien avec des conditions climatiques de plus en plus difficiles ou instables.

Conclusion : Les stratégies de gestion forestière qui favorisent la diversité des arbres feuillus et le maintien du bois mort sont à privilégier pour la conservation des espèces de chiroptères menacées en Europe.

5.2 Abstract

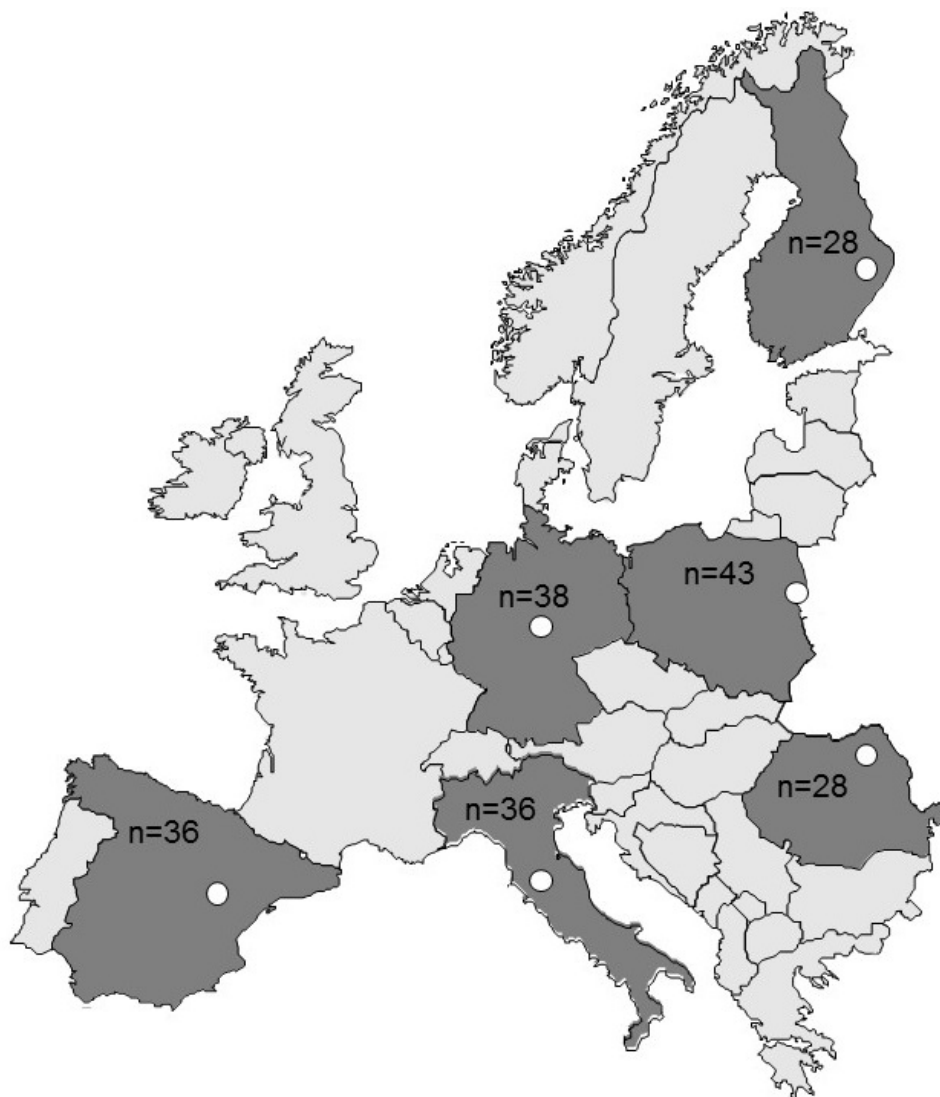
In a context of rapid environmental changes, forest ecosystems are increasingly important for both their economics and biodiversity values. It is necessary to identify the critical keystone structures of forest habitat for threatened bat species. We investigated the effects on bat species of known forest key structures: tree diversity, deadwood and structural diversity. We focus especially on European threatened species listed in the Habitat Directive Annexe 2. We used the FunDivEurope experimental forest network including 192 European mature forest stands varying in both tree composition and mixture level on a latitude gradient from Mediterranean to Boreal countries. Broadleaved trees and deadwood increases the carrying capacity of habitat, while stratification seems to decrease stand attractiveness. Forest management strategies enhancing broadleaves diversity and deadwood provide high values of stands for bat conservation.

5.3 Introduction

Global change is expected to adversely impact more specialist species, having in average narrower niche width than generalists, thus leading to a widespread biotic homogenization (McKinney & Lockwood, 1999; Devictor *et al.*, 2010). There is now accumulating evidence that widespread declines of specialist species in most ecosystems worldwide make these species particularly at risk (Clavel *et al.*, 2010). Because more than half of terrestrial species are living in forests, loss (deforestation), fragmentation and reduced quality (through intensive management) of forest habitats are main causes of worldwide biodiversity decline (FAO, 2010; Thompson & Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2009; Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Recent studies have also highlighted the role of forests for mitigating the effect of global warming on climate-sensitive, cold-dwelling vertebrate species, *e.g.* those with northern distribution ranges (Barnagaud *et al.*, 2013; Virkkala *et al.*, 2013). Adapting forest management to improve biodiversity conservation is therefore increasingly important. To this aim, there is a need for identifying key forest habitat features, both in terms of composition and structure, that are correlates of biodiversity and could be used to predict the effect of management on species conservation, *i.e.* serve as bioindicators (Bouget *et al.*, 2013; Regnery *et al.*, 2013).

Bats are among the temperate forest mammals with the most unfavourable conservation status in Europe, making them target species for biodiversity conservationists and forest managers (Temple & Terry, 2007). Old-growth temperate forests are key habitats for European chiroptera, providing a significant part of their foraging and roosting requirements (Lacki *et al.*, 2007; Boughey *et al.*, 2011). They host several rare and endangered species with specialized foraging and roosting habitat niches, such as the western barbastelle bat *Barbastella barbastellus* and the Bechstein's bat *Myotis bechsteinii* (Russo *et al.*, 2004; Kerth & Melber, 2009). In Europe, not less than 12 bat species (out of 43 species found in Europe, *i.e.* 28%) with threatened or rare status were listed in the Habitats Directive' Annex II, the cornerstone of Europe's nature conservation policy.

Tree species diversity is likely to enhance bat species richness at multiple scales through increased habitat heterogeneity and multitrophic interactions (Russ & Montgomery, 2002; Tews *et al.*, 2004; Castagneyrol & Jactel, 2012). In particular, mixed conifer-broadleaved forests have been shown to increase predator diversity because they generally support higher prey diversity and availability (Russ & Montgomery, 2002; Boughey *et al.*, 2011). Moreover, broadleaved trees are often less intensively logged in Europe and therefore provide more tree microhabitats (Larrieu *et al.*, 2014; Müller *et al.*, 2014). Bark holes, cracks or delaminations are for example suitable roosting sites for bats and favourable habitats for potential prey (Regnery *et al.*, 2013). Many forest bat species roost in tree cavities that are more frequently found in mature broadleaved trees and therefore in old-growth forest stands (Boughey *et al.*, 2011). Dead wood is another keystone structure for forest bat diversity and is often used as an indicator of overall forest conservation value (Lassauce *et al.*, 2011; Vuidot *et al.*, 2011). It is a key habitat for a large community of insects (Ranius *et al.*, 2014), thus providing bats with additional foraging and roosting resources (Regnery *et al.*, 2013).



Country	Finland	Poland	Germany	Romania	Italy	Spain
<i>Rhinolophus euryale</i>				x		
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>					x	x
<i>Rhinolophus hipposideros</i>					x	x
<i>Miniopterus schreibersii</i>				x	x	
<i>Barbastella barbastellus</i>		x	x	x		x
<i>Myotis bechsteinii</i>			x	x		
<i>Myotis blythii-myotis</i>				x		
<i>Myotis emarginatus</i>			x	x	x	x

Figure 1: Map of the FunDivEurope network with the number of sample plots and the list of bat threatened species found in each country.

Flight and echolocation capacities as well as visual or auditory cues used for foraging influence fine-scale response of bats to habitat structure (Bellamy *et al.*, 2013). Many bat species tend to forage outside dense understory vegetation and favour instead edges or open forests where flight is easier and prey more catchable (Müller *et al.* 2012; Jung *et al.* 2012). By contrast, a few bat species with relatively broad wings and slow flight are specialist foragers of forests with clutter and dense understory (Safi & Kerth, 2004). These gleaner species are the most threatened species due to lower dispersal or migration capacity than generalist bats (Jones *et al.*, 2003; Safi & Kerth, 2004). Stand structure is therefore considered another key driver of bat diversity in forests (Jung *et al.*, 2012) and more stratified forests are often considered of better conservation values than clear forests for bat communities.

Here, we tested for the effects of these three main forest attributes (i.e., stand composition, stand structure and amount of deadwood) on bat communities and threatened species richness, using bat species listed in the Annex II of European Habitats Directive. We used a network of mature forest plots along tree species diversity gradients in six European countries (Baeten *et al.*, 2013) to test the following three predictions: (i) a higher tree species richness, by increasing prey diversity, would result in higher bat activity, species richness and conservation value; (ii) a larger diversity of deadwood, by providing additional roost and prey resources available to more specialized species, would enhance threatened bat species richness; (iii) a denser forest understory cover, by limiting bat food resource accessibility, would reduce overall bat activity but increase threatened bat richness including specialist forest gleaners.

5.4 Methods

5.4.1 Study area and site selection

The study area encompassed the six focal regions of the FunDivEurope Exploratory Platform, an experimental network of mature forest plots controlling for tree species diversity levels (Baeten *et al.*, 2013). They spanned across Europe, from the Mediterranean (Spain and Italy) to the boreal region (Finland and Poland) via temperate European regions (Germany and Romania). In each region, study plots have been selected along a gradient of tree diversity ranging from monocultures of the most widespread tree species to 2-, 3-, 4-, or 5-species mixtures. To avoid confounding factors, all selected plots were located in mature forests while controlling for abiotic and management conditions as far as possible (Baeten *et al.* 2013). Each plot was defined as a square area of 50 x 50m with homogeneous tree species distribution. The plot size matched with the theoretical range of bat detector efficiency (Adams *et al.*, 2012). In all plots we recorded tree species richness and mean basal area of broadleaved trees. We estimated the percent cover of trees, shrubs, understory and bare soil in each plot to calculate a Shannon structural diversity index across these 4 strata (Ferber *et al.*, 2014). We estimated dead wood diversity as the number of observed deadwood types resulting from the combinations of 4 diameter classes \times 3 decay classes \times 2 position classes (standing = snags inferior to a 20 cm diameter or laying on the ground = downed) (Boughey *et al.*, 2011) and counted the number of snags with a diameter above 20 cm.

Table 1: Results of model averaging. * indicates interaction effects.

	Estimate	Std.Err	z val	Pr> z	C.I. 2.5%	C.I. 97.5%	Best model
Threatened species richness							Broad+Lat+Stratif+Broad*Lat
Intercept	-0,87	0,14	6,12	< 2e-16	-1,15	-0,59	
Deadwood diversity	-0,18	0,11	1,58	0,12	-0,40	0,04	
<i>Broadleaves</i>	0,42	0,16	2,63	0,01	0,11	0,74	
<i>Latitude</i>	-0,74	0,16	4,68	0,00	-1,05	-0,43	
<i>Stratification</i>	-0,23	0,11	2,03	0,04	-0,45	-0,01	
Broadleaves*Latitude	0,28	0,15	1,85	0,06	-0,02	0,57	
Tree richness	0,08	0,11	0,74	0,46	-0,13	0,29	
Latitude*Tree richness	-0,16	0,12	1,32	0,19	-0,41	0,08	
Latitude*Stratification	-0,13	0,15	0,86	0,39	-0,42	0,16	
Snags	-0,09	0,12	0,75	0,45	-0,32	0,14	
Deadwood Index*Latitude	-0,11	0,17	0,64	0,52	-0,44	0,22	
Non-threatened species richness							Snag+Stratif
Intercept	0,89	0,13	6,65	< 2e-16	0,63	1,15	
Deadwood diversity	-0,12	0,07	1,81	0,07	-0,26	0,01	
Broadleaves	0,04	0,06	0,68	0,50	-0,07	0,15	
Latitude	-0,08	0,13	0,60	0,55	-0,34	0,18	
<i>Snags</i>	0,11	0,05	2,41	0,02	0,02	0,20	
<i>Stratification</i>	-0,16	0,05	2,94	0,00	-0,26	-0,05	
Deadwood diversity*Latitude	0,15	0,08	1,90	0,06	0,00	0,31	
<i>Broadleaves*Latitude</i>	0,15	0,06	2,50	0,01	0,03	0,27	
Tree richness	0,03	0,04	0,62	0,54	-0,06	0,12	
Latitude*Stratification	0,00	0,06	0,05	0,96	-0,11	0,11	
Latitude*Snags	0,00	0,08	0,03	0,98	-0,16	0,15	
Threatened species activity							Global-Broad*Lat
Intercept	-0,48	0,33	1,47	0,14	-1,12	0,16	
Deadwood diversity	-0,10	0,10	1,10	0,27	-0,29	0,08	
Broadleaves	0,72	0,12	6,23	< 2e-16	0,49	0,94	
<i>Latitude</i>	-1,39	0,39	3,58	0,00	-2,14	-0,63	
<i>Snags</i>	-0,30	0,07	4,47	0,00	-0,44	-0,17	
<i>Stratification</i>	-0,93	0,09	10,02	< 2e-16	-1,11	-0,74	
<i>Tree richness</i>	0,28	0,06	4,85	0,00	0,17	0,39	
<i>Deadwood Index*Latitude</i>	0,32	0,13	2,50	0,01	0,07	0,57	
<i>Broadleaves*Latitude</i>	0,33	0,13	2,50	0,01	0,07	0,59	
<i>Latitude*Snags</i>	-0,67	0,11	6,14	< 2e-16	-0,89	-0,46	
<i>Latitude*Stratification</i>	-0,75	0,10	7,30	< 2e-16	-0,96	-0,55	
Non-threatened species activity							Global-Snag*Lat+Stratif*Lat
Intercept	3,00	0,15	19,46	< 2e-16	2,70	3,30	
Deadwood diversity	-0,33	0,15	2,15	0,03	-0,62	-0,03	
Broadleaves	0,25	0,14	1,85	0,06	-0,01	0,52	
Latitude	0,20	0,18	1,15	0,25	-0,14	0,55	
Snags	0,23	0,12	1,82	0,07	-0,02	0,47	
<i>Stratification</i>	-0,50	0,12	4,05	0,00	-0,75	-0,26	
Tree richness	0,13	0,12	1,07	0,28	-0,11	0,36	
<i>Deadwood Index*Latitude</i>	0,30	0,15	2,03	0,04	0,01	0,60	
<i>Broadleaves*Latitude</i>	0,41	0,13	3,08	0,00	0,15	0,67	
<i>Latitude*Tree richness</i>	-0,29	0,14	2,06	0,04	-0,56	-0,01	
Latitude*Stratification	0,12	0,13	0,92	0,36	-0,13	0,37	
Latitude*Snags	0,15	0,19	0,77	0,44	-0,23	0,53	

5.4.2 Bat sampling

We sampled 192 forest plots in spring of 2012 and 2013, following the vegetation growing season from the Mediterranean to the Boreal regions. Italy, Germany and Finland plots were sampled respectively in late April, mid-May and early June of 2012, and Spain, Romania and Poland plots at the same periods in 2013. We installed in the centre of each plot an automatic ultrasound detector (SM2BAT, Wildlife acoustics). Recordings started one hour before sunset and finished one hour after sunrise during the nights with no adverse weather conditions. Bat calls were identified using automatic software (Sonochiro v3.2.3) and confirmed by a trained operator (YC) using Batsound 4.1. and published identification keys (Barataud & Tupinier, 2012). It was not possible to distinguish *Myotis myotis* and *M. blythii* based on their calls, so they were gathered for statistical analyses. For quantifying bat species activity we used the number of 5 second sequences with two or more pulse calls (Barataud & Tupinier, 2012). Hereafter, threatened bat species richness refers to the number of bat species listed in the European Habitats Directive Annex 2. Non-threatened bat richness refers to the number of species listed in the European Habitats Directive Annex 4.

5.4.3 Data analysis

We tested for the effects of tree species richness, of broadleaves basal area (not correlated with tree species richness), of forest structure using the Shannon index of stratification which is an efficient descriptor of clutter (Ferber *et al.*, 2014), of dead wood diversity and of the number of snags (not correlated with dead wood diversity) which are often used as predictors of forest dwelling species (Brin *et al.*, 2009; Boughey *et al.*, 2011). These factors were tested in interaction with latitude as the response of species assemblages to habitat drivers are known to be non stationary across Europe (Charbonnier *et al.* submitted). The response variables were bat species richness and bat activity (a surrogate of abundance, (Regnery *et al.*, 2013), which were tested separately for threatened and no-threatened species. We performed generalised linear models with a Poisson distribution excepted for non-threatened species activity for which we used linear mixed models with log-transformation. We accounted for the hierarchical structure of the dataset by structuring the intercept with nested random effects of sampling day within country (Grueber *et al.*, 2011). We selected additive combinations of explanatory variables and their interactions on the basis of the rank of the corrected Akaike's information criterion (AICc; Burnham and Anderson, 2002). If candidate models were separated by less than two AICc units, we accounted for the uncertainty in model selection by calculating model-averaged parameter estimates, considering a variable to be significant if its 95% confidence interval did not include zero (Grueber *et al.*, 2011). We performed all analyses in R software (R Core Team, 2013), with *lme4* and *MuMin* packages.

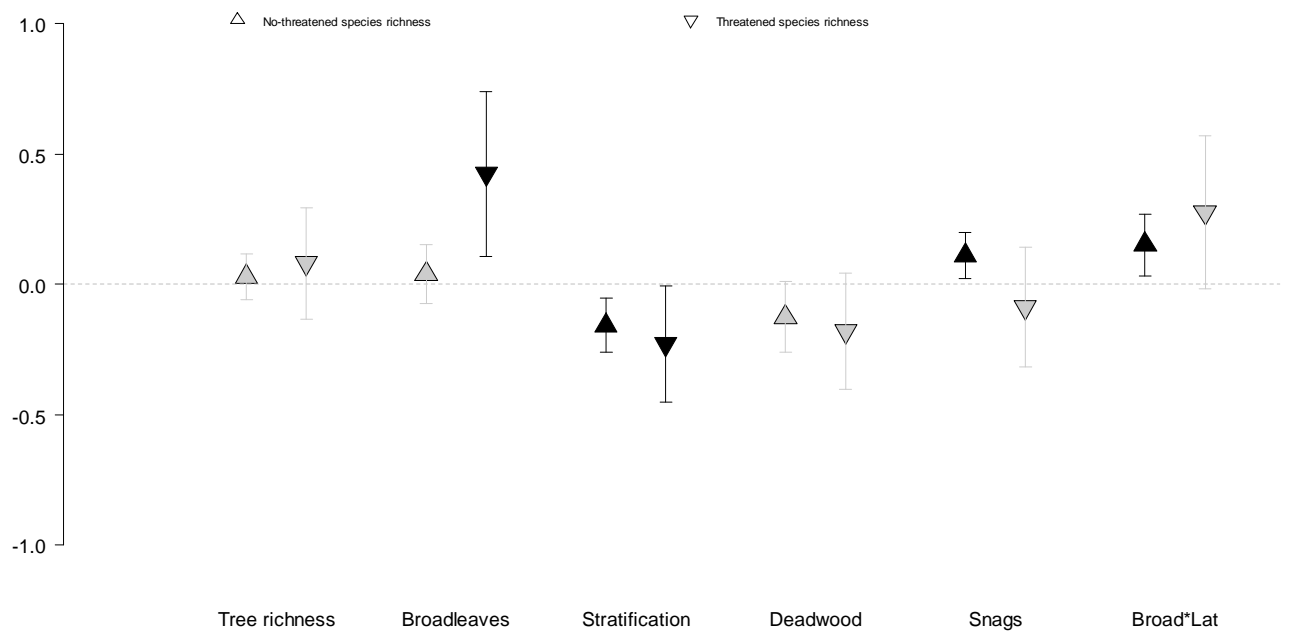


Figure 2: Estimates (\pm confidence intervals) of coefficients for predictors selected in the averaged models for no-threatened (▲) and threatened (▼) species richness.

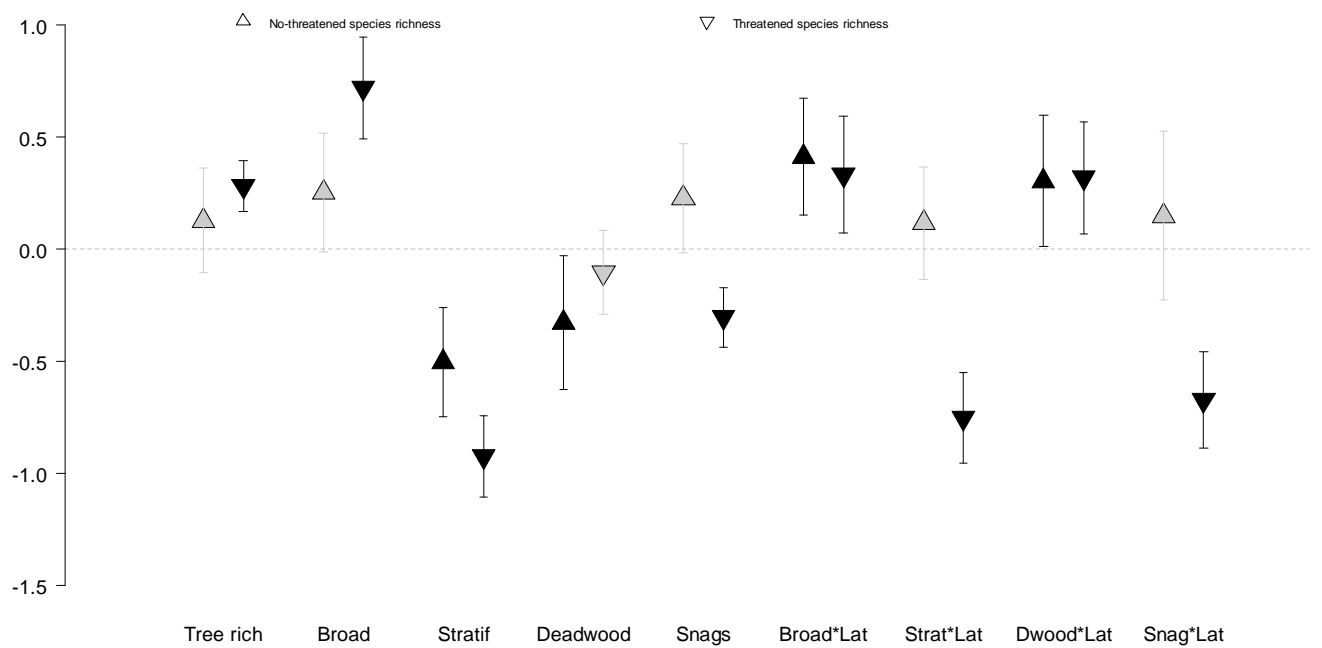


Figure 3: Estimates (\pm confidence intervals) of coefficients for predictors selected in the averaged models for no-threatened (▲) and threatened (▼) species activity.

5.5 Results

We recorded 26 bat species, eight of which being listed as threatened in Europe (Fig.1). We sampled 20650 bat calls, 616 belonging to 8 threatened bat species. Threatened species richness significantly decreased with latitude and stand stratification but increased with amount of broadleaved trees (Table 1, Fig.2). There was no effect of tree or deadwood diversity on threatened bat richness. Non-threatened species richness also decreased with higher stand stratification and increased with the interaction of broadleaved tree cover and latitude, the beneficial effect of broadleaved trees being higher towards northern latitudes (Table 1, Fig.2). The number of non-threatened species also increased with the number of snags. As for threatened bats, there were no effects of tree nor deadwood diversity.

The activity of threatened species significantly increased with tree diversity, deadwood diversity and broadleaved tree cover, the latter two factors interacting with latitude, i.e., their beneficial effect being higher in northern latitudes (Table 1, Fig.3). Threatened bat activity decreased with higher latitude, number of snags and stand stratification, separately and in interaction with latitude. Non-threatened bat activity also increased with deadwood diversity and abundance of broadleaves, in interaction with latitude (Table 1, Fig.3) with a greater beneficial effect towards higher latitudes. However the activity of non-threatened bats decreased with higher stand stratification and tree diversity in interaction with latitude.

5.6 Discussion

5.6.1 Forest composition

Threatened bat activity was positively correlated with tree species richness probably because of positive correlations between plant and animal richness through cascading trophic dependencies across the food web (Tews *et al.*, 2004; Castagneyrol & Jactel, 2012). However the main effect of forest composition was mediated by the amount of broadleaved trees, which had a positive effect on the richness and activity of both threatened and non-threatened bats. This was likely due (Razgour *et al.*, 2011) to higher insect abundance and diversity associated to broadleaved trees in Europe (Boughey *et al.*, 2011; Fuentes-Montemayor *et al.*, 2013). These effects did not vary with latitude for threatened species that are often more specialized and then more dependent on specific prey availability (Safi & Kerth, 2004).

5.6.2 Deadwood diversity

Deadwood is a key habitat for many insect (saproxylic) species thus providing bats with complementary food resources (Gibb *et al.*, 2006; Ranius *et al.*, 2014). This could explain why bat activity, regardless their conservation status, was positively correlated with dead wood diversity. Interestingly this correlation was stronger towards higher latitude, i.e. in colder

climates where food resources are expected to be lower due to energy constraints (Pautasso & Gaston, 2005; Ferger *et al.*, 2014). Snags, with their tree cavities and delaminated bark, may rather provide suitable roosting sites for bats (Russo *et al.*, 2010). Higher roosting availability appeared only beneficial to non-threatened species richness, which could be explained by the dominance of tree dwelling species of the *Nyctalus*, *Plecotus* or *Pipistrellus* genera. This seems to be confirmed by a positive effect of snag abundance on threatened species activity further south where tree-dwelling species, especially specialist forest gleaners, are more abundant. Moreover, forests in Mediterranean areas are often smaller than in central Europe ones (Mehr *et al.*, 2012; Regnery *et al.*, 2013) providing less roosting opportunities for bats. Snags therefore appear as keystone structures for bats especially when large standing trees, with roosting sites, are missing (Regnery *et al.*, 2013).

5.6.3 Stand stratification

Irrespective of conservation value, stratification diversity negatively impacted bat species richness. By limiting flight and prey flycatching possibilities (Müller *et al.*, 2012), clutter stands are poorer in bat species, being only accessible to highly manoeuvrable ones (Jung *et al.*, 2012). The important capacity of bats to deploy numerical response to prey availability (Charbonnier *et al.*, 2014) could also explain the decreasing bat activity since prey accessibility is reduced in more stratified forests. The stationarity of this effect across latitude for non-threatened species maybe due to their higher proportion of generalist species (Safi & Kerth, 2004) which are able to mitigate such resource limitation. Usually with increasing latitude there is an increasing effect of environmental filtering whereas south wards competition seems drive communities organization (Mayfield *et al.*, 2010; Dehling *et al.*, 2014). In this way, the effect of stand stratification was less a constraint towards the south for the more specialized threatened species that are able to exploit denser understory to avoid competition between more redundant functional species (Charbonnier *et al.* submitted).

5.7 Conclusion

Overall our results demonstrate a positive effect of forest compositional diversity on bat threatened species, either through tree species richness, mixture of conifers and broadleaves or deadwood diversity. This is likely due to greater feeding and roosting resources provided by mixed forests. By contrast forest structural diversity negatively impacts bat diversity, probably due to flying or foraging disruption by complex stand stratification and dense understory vegetation. These effects were consistently greater towards higher latitudes, in accordance with the biogeographical decrease in habitat carrying capacities. Forests provide critical habitats for many endangered bat species in Europe. Our findings may therefore be used to adapt their management in order further improve their conservation value.

Acknowledgements

We are grateful to FunDiv Europe site managers, Inge van Halder, Fabrice Vetillard, Julien Nezan for their helps. The research reported here was conducted as part of the European FunDiv EUROPE project, which received funding from the European Commission's Seventh Framework Program under the grant agreement no 265171.

5.8 References

- Adams, A.M., Jantzen, M.K., Hamilton, R.M., Fenton, M.B., 2012. Do you hear what I hear? Implications of detector selection for acoustic monitoring of bats. *Methods Ecol. Evol.* 3, 992–998. doi:10.1111/j.2041-210X.2012.00244.x
- Baeten, L., Verheyen, K., Wirth, C., Bruelheide, H., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Selvi, F., Valladares, F., et al., 2013. A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 15, 281–291. doi:10.1016/j.ppees.2013.07.002
- Barataud, M., Tupinier, Y., 2012. *Écologie acoustique des chiroptères d'Europe identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. Biotope ; Muséum national d'histoire naturelle, Mèze; Paris.*
- Barnagaud, J.-Y., Barbaro, L., Hampe, A., Jiguet, F., Archaux, F., 2013. Species' thermal preferences affect forest bird communities along landscape and local scale habitat gradients. *Ecography* 36, 1218–1226. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.00227.x
- Bellamy, C., Scott, C., Altringham, J., 2013. Multiscale, presence-only habitat suitability models: fine-resolution maps for eight bat species. *J. Appl. Ecol.* n/a–n/a. doi:10.1111/1365-2664.12117
- Bouget, C., Larrieu, L., Nusillard, B., Parmain, G., 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers. Conserv.* 22, 2111–2130. doi:10.1007/s10531-013-0531-3
- Boughey, K.L., Lake, I.R., Haysom, K.A., Dolman, P.M., 2011. Effects of landscape-scale broadleaved woodland configuration and extent on roost location for six bat species across the UK. *Biol. Conserv.* 144, 2300–2310. doi:10.1016/j.biocon.2011.06.008
- Brin, A., Brustel, H., Jactel, H., 2009. Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Ann. For. Sci.* 66, 306–306. doi:10.1051/forest/2009009
- Burnham, K.P., 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd ed. ed. Springer, New York.
- Castagneyrol, B., Jactel, H., 2012. Unraveling plant–animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology* 93, 2115–2124. doi:10.1890/11-1300.1
- Charbonnier, Y., Barbaro, L., Theillout, A., Jactel, H., 2014. Numerical and Functional Responses of Forest Bats to a Major Insect Pest in Pine Plantations. *PLoS ONE* 9, e109488. doi:10.1371/journal.pone.0109488
- Clavel, J., Julliard, R., Devictor, V., 2010. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Front. Ecol. Environ.* 9, 222–228. doi:10.1890/080216
- Dehling, D.M., Fritz, S.A., Töpfer, T., Päckert, M., Estler, P., Böhning-Gaese, K., Schleuning, M., 2014. Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes. *Ecography* no–no. doi:10.1111/ecog.00623
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., Mouquet, N., 2010. Defining and measuring ecological specialization. *J. Appl. Ecol.* 47, 15–25. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x
- FAO, 2010. *Global Forest Resources Assessment 2010.*
- Ferger, S.W., Schleuning, M., Hemp, A., Howell, K.M., Böhning-Gaese, K., 2014. Food resources and vegetation structure mediate climatic effects on species richness of birds. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 541–549. doi:10.1111/geb.12151
- Fuentes-Montemayor, E., Goulson, D., Cavin, L., Wallace, J.M., Park, K.J., 2013.

- Fragmented woodlands in agricultural landscapes: The influence of woodland character and landscape context on bats and their insect prey.* *Agric. Ecosyst. Environ.* 172, 6–15. doi:10.1016/j.agee.2013.03.019
- Gibb, H., Pettersson, R.B., Hjältén, J., Hilszczański, J., Ball, J.P., Johansson, T., Atlegrim, O., Danell, K., 2006. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biol. Conserv.* 129, 437–450. doi:10.1016/j.biocon.2005.11.010
- Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J., Jamieson, I.G., 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *J. Evol. Biol.* 24, 699–711. doi:10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x
- Harvey, C.A., Gonzalez Villalobos, J.A., 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodivers. Conserv.* 16, 2257–2292. doi:10.1007/s10531-007-9194-2
- Jones, K.E., Purvis, A., Gittleman, J.L., 2003. Biological Correlates of Extinction Risk in Bats. *Am. Nat.* 161, 601–614. doi:10.1086/an.2003.161.issue-4
- Jung, K., Kaiser, S., Böhm, S., Nieschulze, J., Kalko, E.K.V., 2012. Moving in three dimensions: effects of structural complexity on occurrence and activity of insectivorous bats in managed forest stands. *J. Appl. Ecol.* 49, 523–531. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02116.x
- Kerth, G., Melber, M., 2009. Species-specific barrier effects of a motorway on the habitat use of two threatened forest-living bat species. *Biol. Conserv.* 142, 270–279. doi:10.1016/j.biocon.2008.10.022
- Lacki, M.J., Hayes, J.P., Kurta, A. (Eds.), 2007. *Bats in forests: conservation and management.* Johns Hopkins University Press, Baltimore, Md.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Brin, A., Bouget, C., Deconchat, M., 2014. Tree microhabitats at the stand scale in montane beech–fir forests: practical information for taxa conservation in forestry. *Eur. J. For. Res.* 133, 355–367. doi:10.1007/s10342-013-0767-1
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecol. Indic.* 11, 1027–1039. doi:10.1016/j.ecolind.2011.02.004
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S., Vesik, P.A., 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 423–431. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00532.x
- McKinney, M.L., Lockwood, J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* 14, 450–453. doi:10.1016/S0169-5347(99)01679-1
- Mehr, M., Brandl, R., Kneib, T., Müller, J., 2012. The effect of bark beetle infestation and salvage logging on bat activity in a national park. *Biodivers. Conserv.* 21, 2775–2786. doi:10.1007/s10531-012-0334-y
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends: Findings of the Condition and Trends Working Group.* Island Press.
- Müller, J., Jarzabek-Müller, A., Bussler, H., Gossner, M.M., 2014. Hollow beech trees identified as keystone structures for saproxylic beetles by analyses of functional and phylogenetic diversity. *Anim. Conserv.* 17, 154–162. doi:10.1111/acv.12075
- Müller, J., Mehr, M., Bässler, C., Fenton, M., Hothorn, T., Pretzsch, H., Klemmt, H.-J., Brandl, R., 2012. Aggregative response in bats: prey abundance versus habitat. *Oecologia* 169, 673–684. doi:10.1007/s00442-011-2247-y
- Pautasso, M., Gaston, K.J., 2005. Resources and global avian assemblage structure in forests. *Ecol. Lett.* 8, 282–289. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00724.x
- Ranius, T., Caruso, A., Jonsell, M., Juutinen, A., Thor, G., Rudolphi, J., 2014. Dead wood creation to compensate for habitat loss from intensive forestry. *Biol. Conserv.* 169, 277–284. doi:10.1016/j.biocon.2013.11.029
- Razgour, O., Hanmer, J., Jones, G., 2011. Using multi-scale modelling to predict habitat suitability for species of conservation concern: The grey long-eared bat as a case study. *Biol. Conserv.* 144, 2922–2930. doi:10.1016/j.biocon.2011.08.010
- Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.-F., Kerbiriou, C., 2013. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecol. Indic.* 34, 221–230. doi:10.1016/j.ecolind.2013.05.003
- Russ, J., Montgomery, W., 2002. Habitat associations of bats in Northern Ireland: implications for conservation. *Biol. Conserv.* 108, 49–58. doi:10.1016/S0006-3207(02)00089-7

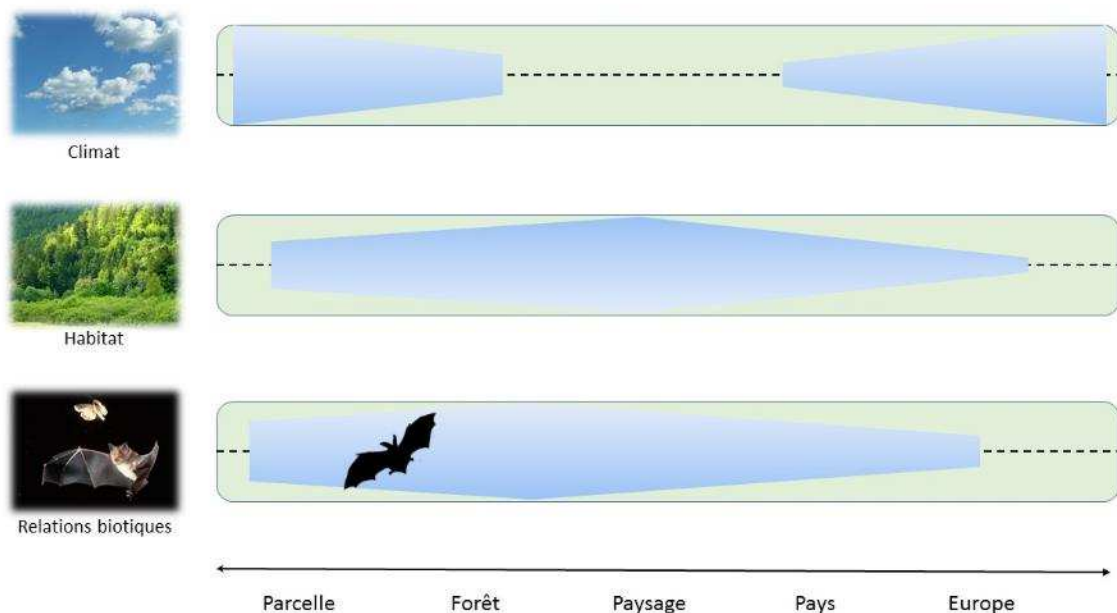
- Russo, D., Cistrone, L., Garonna, A.P., Jones, G., 2010. Reconsidering the importance of harvested forests for the conservation of tree-dwelling bats. *Biodivers. Conserv.* 19, 2501–2515. doi:10.1007/s10531-010-9856-3
- Russo, D., Cistrone, L., Jones, G., Mazzoleni, S., 2004. Roost selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*, Chiroptera: Vespertilionidae) in beech woodlands of central Italy: consequences for conservation. *Biol. Conserv.* 117, 73–81. doi:10.1016/S0006-3207(03)00266-0
- Safi, K., Kerth, G., 2004. A Comparative Analysis of Specialization and Extinction Risk in Temperate-Zone Bats. *Conserv. Biol.* 18, 1293–1303. doi:10.1111/j.1523-1739.2004.00155.x
- Temple, H.J., Terry, 2007. The status and distribution of European mammals (No. VIII), UICN red list. UICN, Luxembourg.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31, 79–92. doi:10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x
- Thompson, I.D., Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2009. Forest resilience, biodiversity, and climate change: a synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Quebec, Canada.
- Titchenell, M.A., Williams, R.A., Gehrt, S.D., 2011. Bat response to shelterwood harvests and forest structure in oak-hickory forests. *For. Ecol. Manag.* 262, 980–988. doi:10.1016/j.foreco.2011.05.032
- Virkkala, R., Heikkinen, R.K., Fronzek, S., Leikola, N., 2013. Climate Change, Northern Birds of Conservation Concern and Matching the Hotspots of Habitat Suitability with the Reserve Network. *PLoS ONE* 8, e63376. doi:10.1371/journal.pone.0063376
- Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biol. Conserv.* 144, 441–450. doi:10.1016/j.biocon.2010.09.030
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R, Statistics for biology and health.* Springer, New York, NY.

6 A l'échelle des zones de chasse : régulation d'un ravageur par le jeu des relations prédateurs-proies

Numerical and functional responses of forest bats to a major insect pest in pine plantations

Yohan Charbonnier, Luc Barbaro, Amandine Theillout, Hervé Jactel

PLoS ONE, publié le 06 oct 2014



Hypothèse générale :

Les réponses numériques et fonctionnelles des chiroptères sont en mesure d'affecter la démographie d'un lépidoptère défoliateur majeur des pinèdes de plantation sud-européennes.

Prédictions :

- la présence et l'abondance des chiroptères dans le temps et dans l'espace sont liées à celles de leur proies principales ;
- les chiroptères augmentent leur activité de chasse là où les proies sont les plus abondantes, par la mise en place de réponses numériques et fonctionnelles ;
- à la génération suivante, l'abondance des proies diminue là où l'activité des chiroptères a été la plus importante.

6.1 Résumé

But : Un des effets attendu du changement global sera de modifier la fréquence et l'ampleur des invasions des insectes défoliateurs dans les écosystèmes forestiers. Les chiroptères sont de plus en plus reconnus comme des agents de lutte biologique efficaces contre les populations d'insectes ravageurs. Toutefois, une meilleure compréhension est nécessaire pour déterminer si les communautés de chiroptères contribueront à la résilience des forêts face aux perturbations humaines et climatiques. Nous avons étudié les réponses des chiroptères forestiers à un défoliateur majeur des pins, la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa*, qui, en réponse au réchauffement climatique, étend son aire de répartition.

Lieu : Forêt de plantation des landes de Gascogne.

Méthodes : Nous avons utilisé des pièges à phéromones et des enregistreurs automatiques d'ultrasons pour estimer l'abondance et l'activité des papillons de processionnaire du pin et des chiroptères le long de 21 lisières de pinède. La phéromone synthétique a également été utilisée pour évaluer expérimentalement les effets d'une augmentation de la disponibilité des papillons sur l'activité de chasse des chiroptères. La démographie des ravageurs a été estimée l'hiver suivant, à partir de l'abondance des nids de chenilles de *T. pityocampa* sur les mêmes lisières.

Résultats : Il existe une correspondance spatio-temporelle étroite entre l'activité des papillons et des chiroptères ainsi qu'une augmentation de l'activité des chiroptères sur les lisières où les papillons étaient les plus abondants. L'activité de chasse de certaines espèces de chiroptères est significativement plus élevée près de leurres à phéromones, c'est à dire dans les zones où la disponibilité des proies était plus importante. Enfin, le succès reproducteur des adultes de processionnaires est plus faible sur les lisières où l'activité des chiroptères avaient été plus élevée l'année précédente.

Conclusion : Ces résultats suggèrent que les chiroptères présentent des réponses numériques et fonctionnelles à une proie spécifique et abondante, aboutissant à une régulation effective de la population de proie. Ces observations renforcent l'idée que les chiroptères peuvent être des agents utiles dans la lutte biologique contre les populations d'insectes ravageurs dans les forêts de plantation.

6.2 Abstract

Global change is expected to modify the frequency and magnitude of defoliating insect outbreaks in forest ecosystems. Bats are increasingly acknowledged as effective biocontrol agents for pest insect populations. However, a better understanding is required of whether and how bat communities contribute to the resilience of forests to man- and climate-driven biotic disturbances. We studied the responses of forest insectivorous bats to a major pine defoliator, the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*, which is currently expanding its range in response to global warming. We used pheromone traps and ultrasound bat recorders to estimate the abundance and activity of moths and predatory bats along the edge of infested pine stands. We used synthetic pheromone to evaluate the effects of experimentally increased moth availability on bat foraging activity. We also evaluated the top-down regulation of moth population by estimating *T. pityocampa* larval colonies abundance on the same edges the following winter. We observed a close spatio-temporal matching between emergent moths and foraging bats, with bat activity significantly increasing with moth abundance. The foraging activity of some bat species was significantly higher near pheromone lures, i.e. in areas of expected increased prey availability. Furthermore moth reproductive success significantly decreased with increasing bat activity during the flight period of adult moths. These findings suggest that bats, at least in condition of low prey density, exhibit numerical and functional responses to a specific and abundant prey, which may ultimately result in an effective top-down regulation of the population of the prey. These observations are consistent with bats being useful agents for the biocontrol of insect pest populations in plantation forests.

Key words: Chiroptera, ecosystem services, *Eptesicus serotinus*, *Pipistrellus kuhlii*, predator-prey relationship, pheromone lure.

6.3 Introduction

Predator-prey relationships are shaped by the functional and numerical responses of the predators to prey density (Bretagnolle & Gillis, 2010). The numerical response involves predator density being adjusted to prey abundance through changes in reproduction, dispersal and foraging behaviour leading to aggregative patterns in habitat patches with large feeding resources (Goss-Custard, 1970). The functional response is the adjustment of the predator consumption rate to the abundance or the biomass of its feed so that the consumption rate is a major determinant of the top-down regulation of prey population by predators (Abrams & Ginzburg, 2000; Glen, 2004). Insect pests are a major threat to forests worldwide and it is expected that climate change will further enhance insect herbivory, due to positive response of forest insects to warmer and drier conditions (Robinet & Roques, 2010; Jactel *et al.*, 2012). Climate warming is also likely to trigger both more intense and severe insect outbreaks, and range expansion northwards and upwards (Battisti *et al.*, 2006; Hódar *et al.*, 2012; Klapwijk *et al.*, 2012). The pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiffermüller (Lepidoptera: Notodontidae) is the main defoliator of pines (*Pinus spp*) in the western part of the Mediterranean Basin, including Southern Europe, the Balkans and North Africa. Defoliation by this species significantly reduces tree growth, and severe or repeated defoliation can lead to tree death (Jacquet *et al.*, 2012). The distribution range of *T. pityocampa* is currently expanding towards higher latitudes and elevations as a result of the release of thermal constraints allowing improved winter survival and feeding activity (Battisti *et al.*, 2005; Robinet & Roques, 2010).

Predators and parasitoids contribute to shaping the cyclic population dynamics of *T. pityocampa* (Battisti, 1989; Barbaro & Battisti, 2011). However, recent studies have also suggested that climate warming leads to more stable top down regulation involving generalist predators rather than specialist predators (Bretagnolle & Gillis, 2010; de Sassi & Tylianakis, 2012; Twardochleb *et al.*, 2012). Birds have long been considered as the only predatory vertebrates that are efficient pest regulators, although recent comparative studies in tropical forests have shown that insect predation by bats may be more significant than predation by birds (Kalka *et al.*, 2008; Williams-Guillen *et al.*, 2008; Böhm *et al.*, 2011). Using mostly echolocation, insectivorous bats are nocturnal predators preying on invertebrates both at forest edges and within forest stands. Using diverse hunting techniques they can catch a wide range of arthropod prey and consume over half of their body mass in insects nightly (Kalka & Kalko, 2006). Given that many herbivorous insects are mainly active at night (Rydell *et al.*, 1996), it is therefore likely that chiropterans contribute greatly to pest regulation (Kunz *et al.*, 2011). However, the pest regulation service provided by bats remains to be quantified, notably for the control of those forest pests that represent a growing concern under climate change (Böhm *et al.*, 2011). A pioneer review on the biological control of forest insects by vertebrates pointed out the lack of information on numerical response of predators to prey density, a key issue to better estimate predation effectiveness (Buckner, 1966). Since this seminal work, few if any studies on vertebrate predators have managed to fully address these critical questions (Kunz *et al.*, 2011). Even if they revealed a significant impact of bat predation on insect population, all previous studies have failed to identify which prey insect species was actually concerned (Kunz *et al.*, 2011).

Species-specific prey consumption and foraging observations have been performed to study bats as insect predators but these two approaches have never been used simultaneously. Few studies to date have actually considered bat activity as a numerical response to insect prey availability (Fukui *et al.*, 2006; Dodd *et al.*, 2012; Müller *et al.*, 2012). Even fewer studies have investigated the functional responses of bats to insect abundance via dietary and faeces analyses (Agosta *et al.*, 2003; McCracken *et al.*, 2012). Here, in an innovative experimental approach, we used synthetic sex pheromone lures to manipulate the local availability of a specific prey species, the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*), without modifying local environmental conditions, by contrast with the use of exclosures (Kunz *et al.*, 2011) or light attraction (Stone *et al.*, 2009). This method allowed investigating, in natural field conditions, the responses of bats to experimentally controlled prey availability.

In this manipulative experiment, we formulated the following three hypotheses for bat predation on *T. pityocampa*:

- the occurrence and abundance of predatory bats will match in time and space with those of the main insect prey species;
- predatory bats will increase their foraging activities when and where prey is more abundant, i.e. exhibiting positive numerical and functional responses to prey density; and
- insect prey abundance will decrease at the next generation where bat foraging activity has been higher, due to consumption of adult moths and consequent reduction of reproductive success.

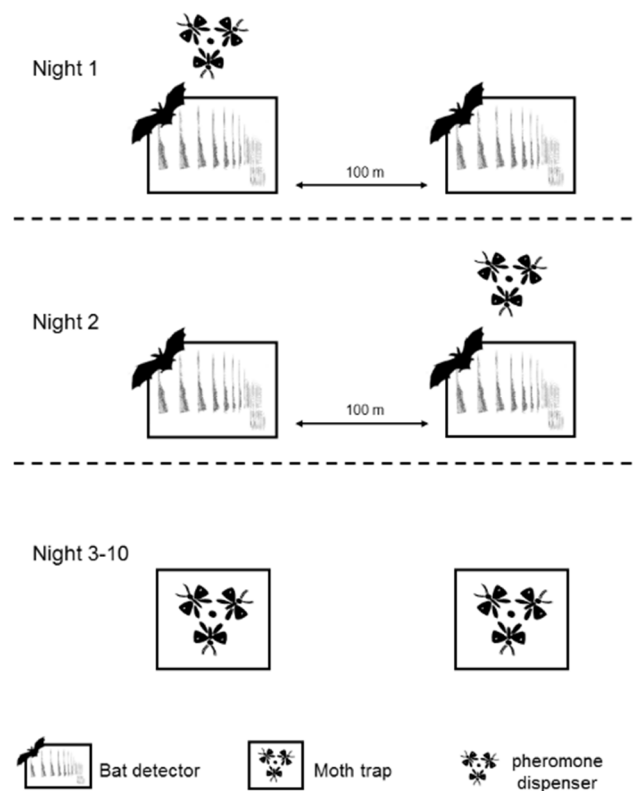


Figure 1. Experimental set up established in a subset of 12 pine plantation edges.

6.4 Materials and methods

6.4.1 Study area and site selection

The study area was located in the Landes de Gascogne forest (N44 45.000, W0 50.00), in south-western France; this forest is the largest forest plantation in Europe with approximately one million ha of pure stands of the maritime pine *Pinus pinaster*. The climate is thermo-Atlantic and the soil is podzolic. We selected 23 pine plantations of the same age (30 years old) with similar edges, at least 200 m long, and separated by at least 900 m. Edges in front of clearcuts or very young stands were avoided. The Office National des Forêts and Groupama provided us special authorizations to access their private stands and conduct the study.

6.4.2 Moth surveys

The field experiment was conducted in July 2012 during the period of peak *T. pityocampa* moth emergence (Démolin, 1969). Synthetic sex pheromone trapping is considered to be an efficient method to monitor *T. pityocampa* populations (Jactel *et al.*, 2006). It relies on a positive relationship between pheromone trap captures and local population density estimated through counts of larval colonies (Jactel *et al.*, 2006). After two nights of bat sampling (Figure 1), we replaced bat detectors with pheromone-baited traps at the same sites along the selected forest edges. These traps were 30 x 30 cm, plate sticky traps with both sides covered with glue, baited with 0.5 mg of ptyolure (Jactel *et al.*, 2006). Traps were activated for six consecutive nights. At the end of the trapping session, the sum of male captures was recorded for each trap to estimate the abundance of *T. pityocampa* in each plot.

In late February 2013, we estimated the density of *T. pityocampa* larval colonies along the same sampled stand edges in order to quantify the effect of adult moth predation by bats on the abundance of prey offspring. We counted all larval colonies on all pine trees along 100m of stand edge, focusing on the first two rows of the stand where most of *T. pityocampa* larval colonies are concentrated (Dulaurent *et al.*, 2011). We calculated the ratio of the number of larval colonies per stand edge divided by the number of male catches on the same edge as an indicator of moth reproductive success (because the sex-ratio is 1:1 in *T. pityocampa*, the number of male captures approximated the number of pairs). Two stands were discarded because they had been thinned in between male trapping and larval colonies counting (for a total of N = 21 stands). Time patterns of *T. pityocampa* moth activity per night period were adapted from the detailed biological study of Demolin (1969).

6.4.3 Bat surveys

Along the edge of each stand, one automatic ultrasound bat detector system (Sound Meter SM2BAT, Wildlife Acoustics) fitted with multidirectional microphones (SMX-US weatherproof ultrasonic microphone, Wildlife Acoustics) was installed to record night bat activity. Detectors were calibrated to detect all bat calls and programmed to record from one hour before sunset to one hour after sunrise. Each edge was sampled for two consecutive nights between July 9 and July 27, 2012. Recordings were included in the analysis only for nights without rain, when the wind was <30 km/h and the ambient temperature above 10°C (Parsons & Bat Conservation Trust, 2007). In addition, we studied a subset of 12 forest edges where two bat detectors, separated by 100m, were deployed: each of the two detectors was equipped with a *T. pityocampa* sex pheromone dispenser on alternate nights (Figure 1). The synthetic pheromone was used to attract and increase availability of flying male moths around the microphone of the bat detector.

Bat calls were identified by one trained operator (YC) using Batsound 4.1. We used existing identification keys and published data (Russo & Jones, 2002; Barataud & Tupinier, 2012; Russ, 2012). All sequences were analyzed and identified to the finest taxonomic level possible: species level identification was feasible for various kinds of calls, but there were large overlaps between some species making species level identification impossible. In the study area *Pipistrellus kuhlii* and *P. nathusii* calls were really similar. However, in our case, they were only allocated to *Pipistrellus kuhlii* because this species is very common and widespread within the study area, whereas *P. nathusii* is very rare according to regional atlas data (Ruys & Bernard, 2014) and it was never detected by diagnostic calls in our own survey. By contrast, using a conservative approach, we decided not to discriminate *Eptesicus serotinus* and *Nyctalus leisleri* and classified them as a single sonotype (Jung *et al.*, 2012). Both species were recorded with certainty (5012 calls for *E. serotinus* and 459 calls for *N. leisleri*) and both species are commonly distributed in the study area. Nevertheless it seems that serotine bats *E. serotinus* are far more abundant than lesser noctules *N. leisleri* in pine plantation forests at the regional level (Ruys & Bernard, 2014).

We assessed bat activity levels using the number of search phase sequences for all species or sonotype. These sequences were composed of two or more pulse calls separated from other calls by one second or more (Kalcounis *et al.*, 1999; Jung *et al.*, 2012). To better evaluate bat activity, continuous sequences longer than 5 s were scored as two sequences. We also assessed bat feeding activity by counting the number of feeding buzz calls indicating active prey capture attempts by a foraging individual bat. Compared to regular calls, feeding buzz calls were defined as more steeply frequency-modulated with pulse intervals gradually decreasing (Schnitzler & Kalko, 2001).

6.4.4 Statistical analyses

We used Generalized Linear Mixed Models (GLMM) (Bolker *et al.*, 2009) implemented in R-package lme4 (Bates *et al.*, 2012) to analyze the complete data set of 23 edges during all sampled nights and thereby assess the effects of *T. pityocampa* abundance on bat activity. The response variable was the number of call sequences during each sampled night. The explanatory variable was *T. pityocampa* abundance. We accounted for the hierarchical structure of the data by adding nested random effects of night, plot and hour to the model intercept. Residual repartition and deviation from normality (normal Q-Q) interpretation plots were used for model validation. We also tested the individual effect of the presence of a *T. pityocampa* pheromone dispenser on bat activity, prey capture attempts and bat species richness. We paired echolocation data recorded with and without a pheromone lure, during the same night along the same edge in 12 forest stands, using a permutation t-test implemented in the R-package Deducer (Fellows, 2012). We log-transformed the ratio of larval colonies / male moth captures to meet the assumption that residuals are normally distributed. Thereby we used linear models to test for the effect of overall bat activity or bat feeding activity on moth reproductive success.

6.5 Results

6.5.1 Temporal patterns of bat and moth activity

We recorded 49271 passes identifiable to species or sonotype level. They include 27997 (56.9% of the identifiable passes) *P. kuhlii* passes, 17300 (35.1%) *E. serotinus* - *N. leisleri* sonotype passes, and 3015 (6.1%) *P. pipistrellus* passes. The other 1.8% were assigned to *Myotis* spp (341 passes), *Plecotus* spp (299), *Nyctalus noctula* (109), *Barbastella barbastellus* (94), *Nyctalus lasiopterus* (13) and *Rhinolophus ferrumequinum* (1). The maximum activity of bats along the 23 sampled edges matched the period of pine processionary moth mating activities, which occur during the 4 hours after sunset (Figure 2). Total bat activity and total feeding buzzes per night were significantly correlated ($R^2 = 0.47$; $P < 0.0001$) and these two variables showed the same temporal patterns throughout the night. Finally, bat activity rhythm, all species together, matched the described time pattern activity of *T. pityocampa*.

Table 1. Results of Poisson GLMMs linking total bat activity and individual species activities to pine processionary moth abundance.

Bat species	Estimates	SE	z-value	P
Total bat activity	0.0611	0.0035	17.27	<0.0001
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	0.0973	0.0052	18.41	<0.0001
<i>Eptesicus serotinus</i> - <i>Nyctalus leisleri</i>	0.0215	0.0051	4.15	<0.0001
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	0.0909	0.0118	7.68	<0.0001
<i>Plecotus</i> spp	-0.0580	0.0426	-1.36	0.1732
<i>Barbastella barbastellus</i>	0.0127	0.0691	0.18	0.8550

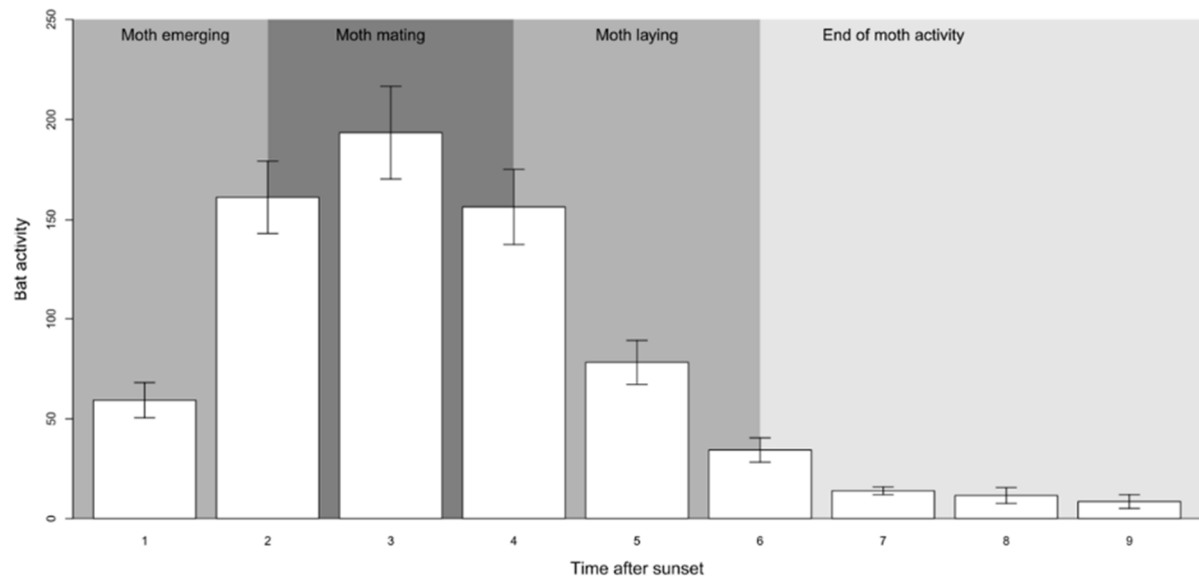


Figure 2. Compared periods of nocturnal activities for bats and pine processionary moths (adapted from Demolin 1969) along the 23 sampled forest edges.

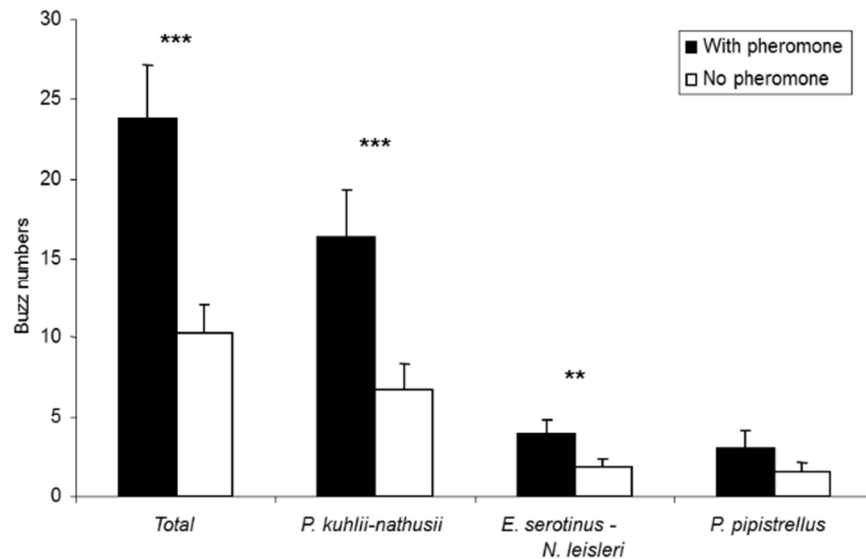


Figure 3. Comparison of prey capture attempts (mean number of buzzes + SE) for total and bat species groups in the presence (black bars) vs. in absence (white bars) of a *T. pityocampa* sex pheromone lure.

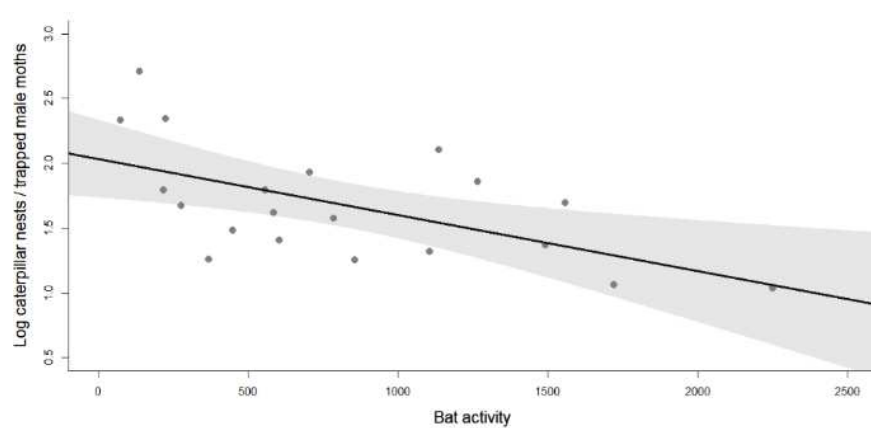


Figure 4. Effect of total bat activity on prey reproductive success (ratio of larval colonies per male moth captured) the following summer along 21 sampled edges.

6.5.2 Bat response to moth abundance

We caught 409 male moths in the 46 traps (mean 9 moths per trap). The mean capture per trap and per plot ranged from 1 to 22 suggesting that our experimental design fitted a range of *T. pityocampa* densities. For bat data analysis, we only used data from the first 4 hours of the night, i.e. when bat activity was maximal, in order to limit bias and to avoid zero-inflated counts. Total bat activity significantly increased with increasing moth abundance on forest edge ($z = 17.27$; $P < 0.0001$) (Table 1). The activity of several bat species also significantly increased with local moth abundance: *P. kuhlii* ($z = 18.41$; $P < 0.0001$), *E. serotinus* - *N. leisleri* sonotype ($z = 4.154$; $P < 0.0001$) and *P. pipistrellus* ($z = 7.684$; $P < 0.0001$) (Table 1). There was no effect of moth abundance on bat species diversity ($z = 1.438$; $P = 0.151$).

6.5.3 Bat response to moth aggregates

For a given edge within a given night, we did not observe any significant effect of the presence of pheromone lure on total bat activity ($P = 0.558$), or on the activities of *P. kuhlii* ($P = 0.871$), *E. serotinus* - *N. leisleri* sonotype ($P = 0.422$) and *P. pipistrellus* ($P = 0.510$). Artificial moth aggregates, resulting from pheromone attraction, had also no significant effect on bat species richness ($P = 0.856$). However, even if bat activities remained the same along the edge, there was a significant increase in bat feeding activity near the pheromone lure, i.e. close to artificial moth aggregates ($P < 0.001$; mean of differences = -13.58, see Figure 3). The largest bat species emitted significantly more feeding buzzes in the presence of pheromone lure (*E. serotinus* - *N. leisleri* sonotype; $P = 0.013$; mean of differences = -2.08; and *P. kuhlii*; $P = 0.001$; mean of differences = -9.62), while it was not the case for the smallest species *P. pipistrellus* ($P = 0.214$).

6.5.4 Bat predation effect on moth demography

There was a positive correlation between male moth abundance as estimated by pheromone trap catches and larval colonies abundance the next year along the same forest edges ($R^2 = 0.245$; $P = 0.013$). More interestingly, the ratio of larval colonies per trapped males, a measure of fertility, significantly decreased with increasing total bat activity ($R^2 = 0.335$; $P = 0.003$, see Figure 4) and the activity of the *P. kuhlii* ($R^2 = 0.166$; $P = 0.047$) and the *E. serotinus* - *N. leisleri* sonotype ($R^2 = 0.418$; $P < 0.001$). By contrast, the activity of *P. pipistrellus* had no significant effect on moth abundance ($R^2 = 0.014$; $P = 0.270$). Bat feeding activity did not show a significant effect on prey reproductive success ($R^2 = 0.102$; $P = 0.087$). The ratio of larval colonies per trapped males significantly decreased with increasing *E. serotinus* - *N. leisleri* sonotype feeding activity ($R^2 = 0.391$; $P = 0.001$).

6.6 Discussion

The magnitude of arthropod consumption by bats changes along their reproductive cycle. In Europe, most of the bat species give birth in late spring or early summer (Dietz *et al.*, 2009). In common with other mammals, lactation required a substantial energy expenditure (Kunz & Stern, 1995; McCracken *et al.*, 2012). Female bats therefore have to optimize their hunting activities when lactating. In the study area, bats lactate in late June and July, and this is also the period when the emergence of *T. pityocampa* peaks. In early summer, *T. pityocampa* is the most abundant moth species in pine plantation forests (Charbonnier unpub. data), moreover showing a circadian rhythm in tight coincidence with bat activity (Figure 2). Furthermore, this temporal synchronization may be coupled with spatial matching due to the forest edge preference of both bats (Morris *et al.*, 2010; Müller *et al.*, 2012; Jantzen & Fenton, 2013) and *T. pityocampa* adult moths (Dulaurent *et al.*, 2012). Previous studies have shown that insectivorous bat activities are strongly correlated with arthropod abundance, suggesting that bats actively search for areas of concentrated prey resources (Fukui *et al.*, 2006; Hagen & Sabo, 2012; Müller *et al.*, 2012). In our study, we found that bat activity increased with prey availability (moth abundance, Table 1). This finding provides support for our initial hypothesis of significant bat numerical responses to *T. pityocampa* abundance. Our results are consistent with previous studies showing that insectivorous bats are able to adjust their predatory activity to prey availability (Agosta *et al.*, 2003; McCracken *et al.*, 2012). This behaviour may favour optimal foraging on resources that are unpredictable in time and space, such as local outbreaks of *T. pityocampa* within large pine plantations. Moreover, as the period of *T. pityocampa* emergence coincides with the period of highest energy requirements for female bats, it is possible that bats have also a demographic response to the moth. Further experiments are needed to test this hypothesis, as observed for another predatory vertebrate, the Eurasian hoopoe *Upupa epops* (Barbaro *et al.*, 2008).

McCracken *et al.* (2012), by including comparisons of bats' diet vs. potential prey abundance in a large study area, suggested that there were bat functional responses to particular types of prey at the landscape scale. Here, without changing environmental conditions, we artificially increased the availability of one prey species in its favoured habitat using specific sexual pheromones. These lures may have several effects besides local attraction of males by increasing either abundance or flight activity in intensity and time. Introducing synthetic lures can shift or extend the flight period of male moths, so that increased bat capture attempts could result from the longer time window when bats are able to find the moths. This increase of prey availability, due to an increasing encounter probability, actually resulted in a significantly higher bat feeding activity (Fig. 2). This suggests that the more *T. pityocampa* moths are present on a given edge, the more foraging bats are able to feed on them. Without changing their overall flight activity at the local scale of a given forest edge, but only by enhancing prey capture attempts in relation to prey availability, bats seemed to display a functional response to this specific insect prey. We were unable to determine the exact shape of the functional response curve, because we used a proxy of feeding activity (buzz numbers) rather than true prey capture attempts per individual bat. Previous studies showed that Holling type II (cyrtoid) responses are the most frequent for vertebrates (Klinger & Rejmánek, 2009). Nevertheless, bats can travel long distances, use different foraging tactics and feed on several prey, so it is more likely that

the bat functional response is a Holling type III (sigmoid) response (Jeschke *et al.*, 2004). This type of functional response is mostly associated with generalist predators because they are able to switch between alternative prey items according to availability. Therefore, these bat populations may remain fairly abundant when *T. pityocampa* availability declines, and respond rapidly when the pine defoliator build up its populations.

Only the largest bat species showed a significant functional response. The *E. serotinus* - *N. leisleri* and *P. kuhlii* displayed significantly more prey capture attempts in the presence of higher moth availability. By contrast, the smaller *P. pipistrellus* did not produce more buzzes in the presence of a pheromone dispenser and thus moth availability. This species may be too small to feed on *T. pityocampa* and, according to the optimal foraging theory, would spend too much time handling this kind of prey (Fossette *et al.*, 2012). Various other bat species specialize on moths, such as *Barbastella barbastellus* (Sierro & Arlettaz, 1997; Andreas *et al.*, 2011) or *Plecotus* spp (Ashrafi *et al.*, 2011), but they did not show either numerical or functional responses to higher densities of moths in our study. These species can fly slowly and accurately to glean foliage-resting moths in dense vegetation (Fenton, 1990) within old pine and mixed forests (Sierro, 1999); this may explain their lack of response to the experimentally generated flying moth along forest edges. Another explanation could be the low level of *T. pityocampa* populations during the experiment. Generalist species are known to have greater impact on prey populations at low density whereas specialized predators are more effective with high prey density (Symondson *et al.*, 2002; Nixon & Roland, 2012). Here, moth density may have been too low to trigger a functional response by a bat specialist. In addition, if fruit bats commonly use olfactory cues to find their food, such behaviour is much less frequent in insectivorous bats, which use odour for social interactions rather than for foraging (Bloss, 1999; Kunz & Fenton, 2005). It is therefore unlikely that the higher bat feeding activity recorded near sex pheromone lures was a direct response to prey odour (kairomonal attraction). Bats are polyphagous predators and there is no evidence that any are sufficiently specialized to have evolved the capacity to smell insect pheromones.

Jactel *et al.* (2006) found a positive relationship between the abundance of *T. pityocampa* male moths trapped and the numbers of larval colonies in the next generation. In our study, we observed a significant and negative correlation between general bat activity during the flight period of male processionary moths (time period of the experiment) and the ratio of larval colonies (the next winter) per male moth trapped along the same forest edge. This finding clearly suggests that bat numerical and functional responses to moth density resulted in less offspring per adult moth. It is therefore most likely that bats were feeding on *T. pityocampa* moths, reducing the reproductive success of the insect species. This prediction is strengthened by low predation and parasitism rates of egg masses in the study area (Castagneyrol *et al.*, 2014), which is the only intermediate life stage between laying moths and larval colonies. Nevertheless, these results are preliminary and would require a longer period of monitoring to be generalized. Several records of bats caught in pine processionary pheromone traps (Martin, unpublished data) and visual observation of bats feeding (e.g., Gonzales Cano, 1981; Serra-Cobo, unpublished data) also suggest that several bat species can actively prey on *T. pityocampa* moths. However only an in depth study of bats diet in pine forests, for example based on DNA

analysis of droppings, will allow to formally confirm this assumption. Moreover, monitoring the effects of bat predation on moth demography during an entire epidemic cycle would allow testing the hypothesis that top down regulation is less effective during pest outbreaks (Symondson *et al.*, 2002; Nixon & Roland, 2012). Such an impact of predation on adult moths is critical for the effectiveness of top down regulation of the pest insect because this stage of the biological cycle is the smallest in size (Dempster, 1983). In *T. pityocampa*, many other biological control agents including predatory vertebrates (birds) have been described for all larval and pupal development stages, but few before for adult moths (Battisti, 1989; Barbaro & Battisti, 2011).

It is increasingly acknowledged that bats may contribute substantially to pest regulation in temperate agro-ecosystems (Kunz *et al.*, 2011). However, the reasons for this effectiveness are not fully understood. Insectivorous bats are an example of generalist predators that maintain constant vital rates and stable populations by shifting to alternative prey (Bretagnolle & Gillis, 2010; de Sassi & Tylianakis, 2012). Even if our study was limited to a single year, our new experimental approach based on artificial increase in prey availability using pheromone lures revealed a facilitating mechanism of foraging plasticity: the ability of bats to detect and concentrate on local aggregates of the most abundant prey species. These numerical and functional responses of generalist bat species may result in a negative effect on the reproductive success of the prey and then in a reduction of the population growth rate, at least in condition of low prey density. These various characteristics make bats potential biological control agents that could contribute to regulate *T. pityocampa* populations.

Acknowledgements

We are grateful to Groupama and the Office National des Forêts for the permission to access their sites. We thank Michel Renou and Aaron J. Corcoran for their helpful comments on earlier versions of the manuscript. We also acknowledge Inge van Halder, Julien Nezan, Fabrice Vetillard, Pierre Gaüzère, Jean-Yves Barnagaud, Bastien Castagneyrol, Dominique Piou, Eliomys and the Groupe Chiroptères d'Aquitaine for their helps and advices.

6.7 References

- Abrams, P.A. & Ginzburg, L.R. (2000) The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 337–341.
- Agosta, S.J., Morton, D. & Kuhn, K.M. (2003) Feeding ecology of the bat *Eptesicus fuscus*: “preferred” prey abundance as one factor influencing prey selection and diet breadth. *Journal of Zoology*, 260, 169–177.
- Andreas, M., Reiter, A. & Benda, P. (2011) Prey Selection and Seasonal Diet Changes in the Western Barbastelle Bat (*Barbastella barbastellus*). *Acta Chiropterologica*, 14, 81–92.
- Arthur, L. & Lemaire, M. (2009) *Les chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*, Biotope ; Museum national d’Histoire Naturelle, Mèze; Paris.
- Ashrafi, S., Beck, A., Rutishauser, M., Arlettaz, R. & Bontadina, F. (2011) Trophic niche partitioning of cryptic species of long-eared bats in Switzerland: implications for conservation. *European Journal of Wildlife Research*, 57, 843–849.
- Barataud, M. & Tupinier, Y. (2012) *Écologie acoustique des chiroptères d’Europe identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse*, Biotope ; Muséum national d’histoire naturelle, Mèze; Paris.
- Barbaro, L. & Battisti, A. (2011) Birds as predators of the pine processionary moth (Lepidoptera: Notodontidae). *Biological Control*, 56, 107–114.
- Barbaro, L., Couzi, L., Bretagnolle, V., Nezan, J. & Vetillard, F. (2008) Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodiversity and Conservation*, 17, 1073–1087.
- Bates, D., Maechler, M. & Bolker, B. (2012) Linear mixed model implementation in lme4.
- Battisti, A. (1989) Field studies on the behaviour of two egg parasitoids of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*. *Entomophaga*, 34, 29–38.
- Battisti, A., Stastny, M., Buffo, E. & Larsson, S. (2006) A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology*, 12, 662–671.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A. & Larsson, S. (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15, 2084–2096.
- Bloss, J. (1999) Olfaction and the use of chemical signals in bats. *Acta chiropterologica*, 1, 31–45.
- Böhm, S.M., Wells, K. & Kalko, E.K.V. (2011) Top-Down Control of Herbivory by Birds and Bats in the Canopy of Temperate Broad-Leaved Oaks (*Quercus robur*). *PLoS ONE*, 6, e17857.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.-S.S. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 127–135.
- Bretagnolle, V. & Gillis, H. (2010) Predator-prey interactions and climate change. *Effects of Climate Change on Birds*, pp. 227–247. Oxford University Press.
- Buckner, C.H. (1966) The Role of Vertebrate Predators in the Biological Control of Forest Insects. *Annual Review of Entomology*, 11, 449–470.
- Castagneyrol, B., Jactel, H., Charbonnier, Y., Barbaro, L. & Dulaurent-Mercadal, A.-M. (2014) Egg mortality in the pine processionary moth: habitat diversity, microclimate and predation effects. *Agricultural and Forest Entomology*, 16, 284–292.
- Démolin, G. (1969) Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance écologique. *Annales des Sciences Forestières*, 26, 81–102.
- Dempster, J.P. (1983) The Natural Control of Populations of Butterflies and Moths. *Biological Reviews*, 58, 461–481.
- Dietz, C., Helversen, O. von, Nill, D., Dubourg-Savage, M.-J., Jourde, P. & Gebhard, J. (2009a) *L’encyclopédie des chauves-souris d’Europe et d’Afrique du Nord biologie, caractéristiques, protection*, Delachaux et Niestlé, Paris.
- Dietz, C., Nill, D. & Helversen, O. von (2009b) *Bats of Britain, Europe and Northwest Africa*, A & C Black, London.
- Dodd, L.E., Chapman, E.G., Harwood, J.D., Lacki, M.J. & Rieske, L.K. (2012) Identification of prey of *Myotis septentrionalis* using DNA-based techniques. *Journal of Mammalogy*, 93, 1119–1128.
- Dulaurent, A.-M., Porté, A.J., van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P. & Jactel, H. (2011) A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *Forest*

- Ecology and Management*, 261, 1069–1076.
- Dulaurent, A.-M., Porté, A.J., van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P. & Jactel, H. (2012) Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology*, 14, 19–27.
- Fellows, I. (2012) Package “Deducer.”
- Fenton, M.B. (1990) The foraging behavior and ecology of animal-eating bats. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 68, 411–422.
- Fossette, S., Gleiss, A.C., Casey, J.P., Lewis, A.R. & Hays, G.C. (2012) Does prey size matter? Novel observations of feeding in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) allow a test of predator–prey size relationships. *Biology Letters*, 8, 351–354.
- Fukui, D., Murakami, M., Nakano, S. & Aoi, T. (2006) Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. *Journal of Animal Ecology*, 75, 1252–1258.
- Glen, D.M. (2004) Birds as predators of lepidopterous larvae. Insect and bird interactions, Intercept, Andover, Hampshire, UK.
- Gonzales Cano, J.M. (1981) Predacion de procesionaria del pino por vertebrados en la zona de Mora de Rubielos (Teruel). *Boletin de la Estacion Central de Ecologia*, 53–57.
- Goss-Custard, J.D. (1970) The responses of redshank (*Tringa totanus* (L.)) to spatial variations in the density of their prey. *Journal of Animal Ecology*, 39, 91–113.
- Hagen, E.M. & Sabo, J.L. (2012) Influence of river drying and insect availability on bat activity along the San Pedro River, Arizona (USA). *Journal of Arid Environments*, 84, 1–8.
- Hódar, J.A., Zamora, R. & Cayuela, L. (2012) Climate change and the incidence of a forest pest in Mediterranean ecosystems: can the North Atlantic Oscillation be used as a predictor? *Climatic Change*, 113, 699–711.
- Jacquet, J.-S., Orazio, C. & Jactel, H. (2012) Defoliation by processionary moth significantly reduces tree growth: a quantitative review. *Annals of Forest Science*, 69, 857–866.
- Jactel, H., Menassieu, P., Vétillard, F., Barthélémy, B., Piou, D., Frérot, B., Rousselet, J., Goussard, F., Branco, M. & Battisti, A. (2006) Population monitoring of the pine processionary moth (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) with pheromone-baited traps. *Forest Ecology and Management*, 235, 96–106.
- Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M.-L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A. & Koricheva, J. (2012) Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 18, 267–276.
- Jantzen, M.K. & Fenton, M.B. (2013) The depth of edge influence among insectivorous bats at forest-field interfaces. *Canadian Journal of Zoology*, 130311043958007.
- Jeschke, J.M., Kopp, M. & Tollrian, R. (2004) Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biological Reviews*, 79, 337–349.
- Jung, K., Kaiser, S., Böhm, S., Nieschulze, J. & Kalko, E.K.V. (2012) Moving in three dimensions: effects of structural complexity on occurrence and activity of insectivorous bats in managed forest stands. *Journal of Applied Ecology*, 49, 523–531.
- Kalcounis, M.C., Hobson, K.A., Brigham, R.M. & Hecker, K.R. (1999) Bat activity in the boreal forest: Importance of stand type and vertical strata. *Journal of Mammalogy*, 80, 673–682.
- Kalka, M.B., Smith, A.R. & Kalko, E.K.V. (2008) Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science*, 320, 71–71.
- Kalka, M. & Kalko, E. (2006) Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous insects: diet of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 1–10.
- Klapwijk, M.J., Ayres, M.P., Battisti, A. & Larsson, S. (2012) Assessing the impact of climate change on outbreak potential. *Insect Outbreaks Revisited*, pp. 429–450. John Wiley & Sons.
- Klinger, R. & Rejmánek, M. (2009) The numerical and functional responses of a granivorous rodent and the fate of neotropical tree seeds. *Ecology*, 90, 1549–1563.
- Kunz, T.H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T. & Fleming, T.H. (2011) Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223, 1–38.
- Kunz, T.H. & Fenton, B.B. (2005) *Bat ecology*, University of Chicago Press, Chicago, Ill.
- Kunz, T. & Stern, A. (1995) Maternal investment and post-natal growth in bats. *Zoological Society of London and the Mammal Society, London*.
- McCracken, G.F., Westbrook, J.K., Brown, V.A., Eldridge, M., Federico, P. & Kunz, T.H. (2012) Bats track and exploit changes in insect pest populations. *PLoS ONE*, 7, e43839.
- Morris, A.D., Miller, D.A. & Kalcounis-Rüpell, M.C. (2010) Use of forest edges by bats in a managed pine forest landscape. *The*

- Journal of Wildlife Management*, 74, 26–34.
- Müller, J., Mehr, M., Bässler, C., Fenton, M., Hothorn, T., Pretzsch, H., Klemmt, H.-J. & Brandl, R. (2012) Aggregative response in bats: prey abundance versus habitat. *Oecologia*, 169, 673–684.
- Nixon, A.E. & Roland, J. (2012) Generalist predation on forest tent caterpillar varies with forest stand composition: an experimental study across multiple life stages. *Ecological Entomology*, 37, 13–23.
- Parsons, K. & Bat Conservation Trust (2007) Bat surveys: good practice guidelines, Bat Conservation Trust, London.
- Robinet, C. & Roques, A. (2010) Direct impacts of recent climate warming on insect populations. *Integrative Zoology*, 5, 132–142.
- Russ, J. (2012) *British bat calls: a guide to species identification.*, Pelagic Pub., Exeter.
- Russo, D. & Jones, G. (2002) Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls. *Journal of Zoology*, 258, 91–103.
- Ruys, T. & Bernard, Y. (2014) *Atlas des mammifères sauvages d'Aquitaine - Les Chiroptères.*, C.Nature. Le Haillan.
- Rydell, J., Entwistle, A. & Racey, P.A. (1996) Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos*, 76, 243–252.
- De Sassi, C. & Tylianakis, J.M. (2012) Climate change disproportionately increases herbivore over plant or parasitoid biomass. *PLoS ONE*, 7, e40557.
- Schnitzler, H.-U. & Kalko, E.K.V. (2001) *Echolocation by Insect-Eating Bats.* BioScience, 51, 557–569.
- Sierro, A. (1999) Habitat selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*) in the Swiss Alps (Valais). *Journal of Zoology*, 248, 429–432.
- Sierro, A. & Arlettaz, R. (1997) Barbastelle bats (*Barbastella* spp.) specialize in the predation of moths: Implications for foraging tactics and conservation. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 18, 91–106.
- Stone, E.L., Jones, G. & Harris, S. (2009) Street Lighting Disturbs Commuting Bats. *Current Biology*, 19, 1123–1127.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D. & Greenstone, M.H. (2002) Can Generalist Predators Be Effective Biocontrol Agents? 1. *Annual Review of Entomology*, 47, 561–594.
- Twardochleb, L.A., Novak, M. & Moore, J.W. (2012) Using the functional response of a consumer to predict biotic resistance to invasive prey. *Ecological Applications*, 22, 1162–1171.
- Williams-Guillen, K., Perfecto, I. & Vandermeer, J. (2008) Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. *Science*, 320, 70–



Dispositif d'échantillonnage avec micro et diffuseur de phéromone.

7 Discussion générale et perspectives



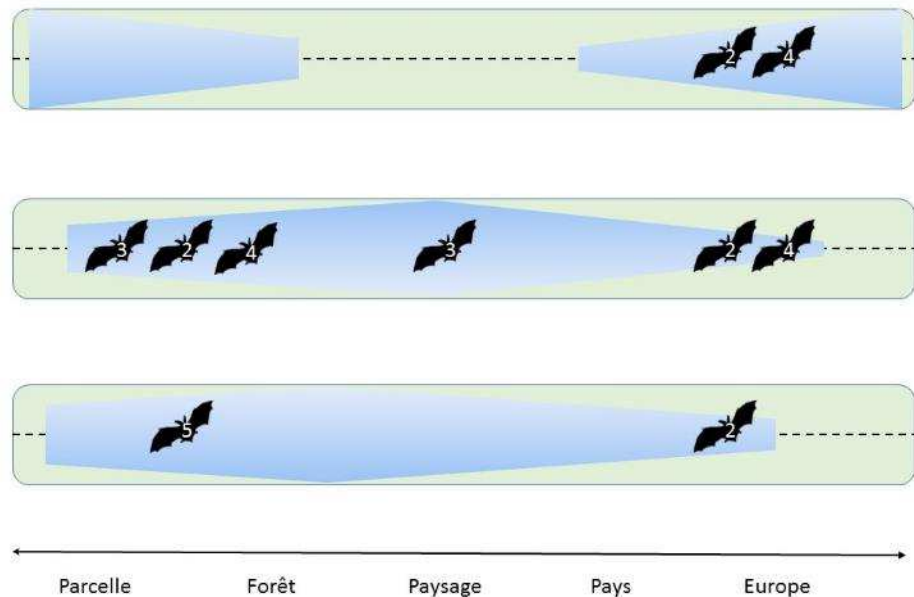
Climat



Habitat



Relations biotiques



7.1 Plan de la discussion

L'objet de ce dernier chapitre est de proposer une synthèse des résultats présentés dans les chapitres précédents (Tableau 3), de les discuter et de les mettre en perspectives. En écho à l'introduction, cette discussion générale se structure autour des trois filtres environnementaux majeurs que sont le climat, l'habitat et les interactions biotiques (*sous-chapitre 1.3*). Les effets de chacun de ces filtres sont également discutés pour chacune des échelles spatiales et/ou temporelles utilisées au cours des différentes études.

Les sous-chapitres suivants débutent par un rappel conceptuel, puis résument les principaux résultats obtenus. Dans un second temps, des perspectives sont proposées à partir des données disponibles acquises au cours de ces trois années. Enfin, ces sous-chapitres se terminent par des propositions d'études plus précises nécessitant la mise en place de nouveaux protocoles visant à acquérir des données complémentaires.

La discussion générale se termine par les implications de ces résultats pour la mise en place de stratégies de gestion forestière durable, afin que les forêts puissent maintenir leur fonction de conservation de la biodiversité des chiroptères et bénéficier de leurs services de régulation des ravageurs.

Tableau 3 Récapitulatif des résultats principaux des chapitres précédents.

	Gradient latitudinal			Paysage			Parcelle		
	Richesse	Activité	Communauté	Richesse	Activité	Communauté	Richesse	Activité	Communauté
Diversité en essences									
Proportion de feuillus									
Stratification des peuplements									
Hauteur des peuplements									
Arbres morts									
Diversité du bois mort									

Effet positif

Effet négatif

Pas d'effet

Non testé

Augmente vers le nord

Augmente vers le sud

7.2 Effet du climat sur la diversité, la composition et la structure des communautés de chiroptères forestiers : du macro au micro-climat

Les variations de la richesse spécifique le long de gradients environnementaux à larges échelles, telles que la latitude et l'altitude, sont parmi les processus les plus connus et les plus étudiés en macro-écologie et en biogéographie de la conservation (Gaston, 2000). La diminution latitudinale de la richesse spécifique de l'équateur vers les pôles, constatée pour différents taxons et à de nombreuses reprises, a été utilisée pour tenter de décrire les mécanismes sous-jacents (MacArthur & Pianka, 1966; Hawkins *et al.*, 2003). Agissant à des échelles spatiales plus restreintes, les gradients altitudinaux ont été également utilisés avec le même objectif (Brown, 2001; Lomolino, 2001). Si les premières études sur la richesse spécifique ont montré un patron de réponse linéaire unique quel que soit le gradient (Rahbek, 1995; Gaston, 2000), plus récemment ont été montrées des relations quadratiques avec des maximums intermédiaires sur certains gradients latitudinaux et sur une majorité des gradients altitudinaux (Rahbek, 2005; McCain, 2007).

Bien que plusieurs hypothèses aient été formulées pour expliquer les variations de richesse spécifique le long de ces gradients, il est largement reconnu que les conditions climatiques actuelles, et en particulier l'énergie disponible, sont fortement corrélées à la richesse en espèces (Evans *et al.*, 2005; Clarke & Gaston, 2006; Field *et al.*, 2009). Néanmoins, les mécanismes par lesquels le climat influence la richesse des espèces sont encore un sujet de débat (Evans *et al.*, 2005; Clarke & Gaston, 2006; Ferger *et al.*, 2014). L'idée que le nombre d'espèces qui peut coexister dans une région pouvait être limité par la capacité énergétique de la région a été proposée en premier par Hutchinson (1959). L'énergie est entendue ici dans le sens de « disponibilité en ressource » et de productivité de l'environnement et non pas uniquement au sens de température (Clarke & Gaston, 2006). Ainsi aux échelles spatiales larges, le climat est souvent utilisé comme un substitut de la quantité d'énergie disponible (Hurlbert & Stegen, 2014) car il inclut température, précipitation, humidité et productivité (McCain, 2007) ; facteurs que l'on retrouve aussi bien sur les gradients latitudinaux qu'altitudinaux (Hawkins *et al.*, 2003).

Aux échelles spatiales larges (macro-échelles), le climat explique une grande partie des patrons de distribution et de diversité des organismes.

Les chiroptères sont des organismes intéressants pour étudier les effets du climat sur la richesse spécifique car ils sont diversifiés, présentent des aires de distributions étendues et possèdent des contraintes écologiques marquées, notamment l'énergie nécessaire au vol et au maintien de l'homéothermie (McCain, 2007). Comme dans beaucoup d'autres taxons, la richesse spécifique des chiroptères diminue avec la latitude (Stevens *et al.*, 2003, 2006; Rodhouse *et al.*, 2012; Stevens, 2013). En Europe, cependant, la richesse des espèces semble atteindre son maximum aux alentours de 40° de latitude nord (Ulrich *et al.*, 2007).

Dans nos études, sur le gradient européen de sites forestiers du réseau expérimental FunDivEurope (*chapitres 3 et 5*), nous avons utilisé la latitude comme un substitut du climat (Patten, 2004; Ulrich *et al.*, 2007; Mehr *et al.*, 2011). Nos résultats semblent corroborer ceux de quelques rares études précédemment conduites à l'échelle européenne (Ulrich *et al.*, 2007; Rebelo *et al.*, 2010). Contrairement aux chiroptères du nouveau monde (Stevens *et al.*, 2003) et d'Afrique (Fahr & Kalko, 2011), la latitude n'a pas d'effet linéaire sur la richesse spécifique et fonctionnelle (*chapitre 3*), mais plutôt quadratique (Ulrich *et al.*, 2007). Cette absence de relation linéaire est probablement due à une histoire biogéographique trop récente et une recolonisation post-glaciaire encore en cours des anciennes aires de distribution des espèces (Ulrich *et al.*, 2007; Dietz *et al.*, 2013). En revanche, le nombre d'espèces de chiroptères à enjeu de conservation en Europe (inscrites dans l'annexe II de la Directive Habitats) diminue significativement vers le nord (*chapitre 5*), ce qui pourrait s'expliquer entre autres par une très faible diversité spécifique des communautés de chiroptères dans les parties nord de l'Europe dont le pool d'espèces n'est composé que de généralistes à très large répartition.

En Europe, les chiroptères ne présentent pas une diminution linéaire, mais quadratique, de leurs diversités le long du gradient latitudinal.

Actuellement, trois grandes hypothèses sont formulées pour expliquer comment le climat influence directement ou indirectement les patrons de distribution des espèces. L'«hypothèse de tolérance physiologique» propose un effet direct du climat sur la richesse en espèces par des contraintes physiologiques (Currie *et al.*, 2004; Buckley *et al.*, 2012). Elle prévoit une plus grande richesse en espèces dans des conditions plus chaudes et plus humides que dans des conditions plus froides et plus sèches. Les plantes et les animaux ectothermes sont donc plus susceptibles d'être concernés que les chiroptères par cette première hypothèse.

Une seconde hypothèse propose un effet indirect du climat sur la richesse des espèces par les effets de la complexité structurelle des habitats (Hurlbert, 2004; Tews *et al.*, 2004). Elle prédit une abondance d'espèces supérieure dans les habitats plus complexes, plus fréquents vers l'équateur où la végétation plus riche et plus dense offre une plus grande diversité de niches et où peuvent donc coexister un plus grand nombre d'espèces spécialistes et généralistes.

Enfin, la troisième hypothèse propose un effet indirect du climat sur la richesse en espèces via les interactions trophiques. L'effet du climat agit sur la productivité des plantes se répercutant sur les niveaux trophiques supérieurs (Jetz *et al.*, 2009). Cette hypothèse suppose que la richesse en espèces d'un niveau trophique donné est limitée par la quantité d'énergie fournie par le niveau trophique inférieur et prédit ainsi une abondance d'espèces supérieures dans les zones où la disponibilité alimentaire des ressources est plus forte.

Les trois hypothèses ont été confirmées par des études sur différents taxons (Hurlbert, 2004; Kissling *et al.*, 2007; Menéndez *et al.*, 2007), ce qui suggère que les relations climat-richesse ne peuvent pas être expliquées par une seule hypothèse, mais que plusieurs effets directs et indirects agissent de concert (Clarke & Gaston, 2006). Les chiroptères pourraient être directement limités par leur physiologie en conditions froides (Graham, 1983; Patterson *et al.*, 1996). Ces contraintes énergétiques, liées à la thermorégulation et au vol, agiraient comme des

barrières à une expansion en altitude et il en résulterait une limite altitudinale (et probablement aussi latitudinale) supérieure nette de la distribution des espèces (McCain, 2007).

Il est souvent difficile de quantifier la disponibilité des ressources à grande échelle, c'est pourquoi de nombreuses études ont utilisé la richesse en espèces végétales comme un indicateur de la disponibilité des ressources alimentaires (Kissling *et al.*, 2007, 2008; Menéndez *et al.*, 2007). Pour cela ils sont partis du postulat qu'une richesse spécifique végétale élevée est positivement corrélée, non seulement à la richesse en espèces des consommateurs primaires, mais aussi à la richesse en espèces des niveaux trophiques supérieurs (Jetz *et al.*, 2009; Castagneyrol & Jactel, 2012). Chez les oiseaux, groupe relativement proche fonctionnellement des chiroptères, ce sont les effets indirects de la disponibilité en ressources alimentaires qui ont le plus d'effets sur la richesse fonctionnelle (Kissling *et al.*, 2008; Jetz *et al.*, 2009; Ferger *et al.*, 2014). À l'exception d'Ulrich *et al.* (2007) qui ne trouve pas d'effet marqué de la diversité végétale sur les communautés de chiroptères, aucune étude à l'échelle européenne n'a testé les effets directs et indirects du climat.

Le réseau de sites FunDivEurope ayant été construit sur des parcelles dont la diversité végétale était contrôlée (Baeten *et al.*, 2013) et connue, il était alors possible de tester l'effet seul du climat. Ainsi, nos résultats sur le gradient latitudinal valident plutôt l'hypothèse d'un effet indirect du climat sur la richesse spécifique par le jeu de la disponibilité de la ressource. La diminution des richesses spécifiques, et non des richesses fonctionnelles, entraîne nécessairement une diminution de la redondance fonctionnelle avec la latitude. La conservation de l'ensemble des traits fonctionnels tout le long du gradient suggère donc une diminution de la quantité, mais pas de la diversité, des ressources disponibles (*chapitres 3 et 5*).

En Europe, la capacité d'accueil des milieux semble décroître en relation avec une augmentation de la rigueur des conditions climatiques.

Il serait intéressant dans une prochaine étape de tester plus explicitement les effets indirects du climat, via la ressource, sur la richesse des chiroptères en utilisant des données sur l'abondance et la diversité des insectes-proies potentiellement disponibles. Dans le projet FunDivEurope, Virginie Guyot et Marc Deconchat (UMR Dynafor, INRA Toulouse) ont étudié les dégâts foliaires causés par les arthropodes herbivores sur l'ensemble des parcelles. L'utilisation de ces données comme proxy de l'abondance en proies potentielles pourrait être un moyen de tester explicitement l'effet de la ressource sur les patrons de richesse chiroptérologique, et de vérifier si la ressource alimentaire devient plus limitante en remontant vers le nord. Cependant, le fait d'utiliser le taux d'herbivorie comme proxy de l'abondance réelle des insectes herbivores reste sujet à caution (elle peut dépendre aussi de l'intensité de la phytophagie des différentes espèces d'insectes, indépendamment de leur abondance) et devra être exploré plus avant.

L'utilisation des données d'herbivorie par les insectes défoliateurs dans le réseau de placettes FunDivEurope à l'échelle européenne permettrait de vérifier l'hypothèse de ressources alimentaires limitantes pour les chiroptères sur un gradient latitudinal.

Une première analyse rapide et exploratoire, à l'aide d'un modèle mixte semble confirmer cette prédiction (Tableau 4). La richesse spécifique en chiroptères augmente significativement avec la quantité des dégâts liés à l'herbivorie de façon non stationnaire. L'herbivorie et donc, la quantité d'insectes associée, pourrait avoir un effet d'autant plus grand que la latitude est élevée, là où les capacités d'accueil des habitats sont restreintes.

Tableau 4 Sortie d'un modèle linéaire mixte exploratoire avec une distribution de poisson :
Richesse_spécifique_chiroptère ~ (scale(*Herbivorie*)) * scale(*Latitude*) + scale(*Altitude*) + (1/*Pays/Nuit*)

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Intercept	1.13771	0.09437	12.056	<2e-16
Herbivorie	0.07139	0.04595	1.554	0.1202
Latitude	-0.11752	0.12918	-0.910	0.3630
Altitude	0.13263	0.12597	1.053	0.2924
Herbivorie*Latitude	0.13594	0.05734	2.371	0.0177

Le climat peut également influencer l'assemblage des espèces au sein des communautés. Il est attendu que dans les zones limitées en énergie, ce soit des filtres environnementaux, tel que la structure ou la composition de l'habitat, qui agissent sur les richesses spécifiques, alors que ce serait plutôt la compétition interspécifique pour la ressource dans les zones où l'énergie serait moins limitante (Schemske *et al.*, 2009; Dehling *et al.*, 2014). Ces mécanismes d'assemblages sont souvent analysés par le biais de la comparaison des diversités spécifiques, fonctionnelles et phylogénétiques (Devictor *et al.*, 2010; Mayfield *et al.*, 2010). La compétition interspécifique devrait, en effet, être particulièrement importante entre espèces fonctionnellement proches car elles utilisent le même type de ressources et possèdent le même rôle dans les écosystèmes (Dehling *et al.*, 2014).

En revanche, en condition de ressource réduite, c'est la compétition qui devrait être limitante pour l'abondance des taxons. Les résultats d'une analyse préliminaire montrent une corrélation positive entre l'abondance des oiseaux et des chiroptères dans les régions nordiques, pas ou peu de relation dans les pays tempérés et une relation négative entre l'abondance des deux taxons en zones méditerranéennes (Figure 37). Il semblerait donc à première vue que la compétition interspécifique diminue vers le nord où l'énergie et la redondance fonctionnelle (*chapitre 3*) des communautés diminuent. Néanmoins une hypothèse alternative, et plus probable, pourrait être qu'en condition de ressources limitées les individus se concentrent dans les habitats les plus favorables pour exploiter le pic d'émergence des proies, qui se déroulent sur un pas de temps relativement court dans la saison. Dans les zones nordiques, les émergences massives de moustiques concentreraient les individus des deux taxons. A l'inverse dans le sud, là où les ressources sont à la fois plus abondantes et moins fluctuantes à l'échelle d'une saison, les espèces plus spécialistes peuvent se maintenir dans les communautés malgré leur niche écologique plus étroite.

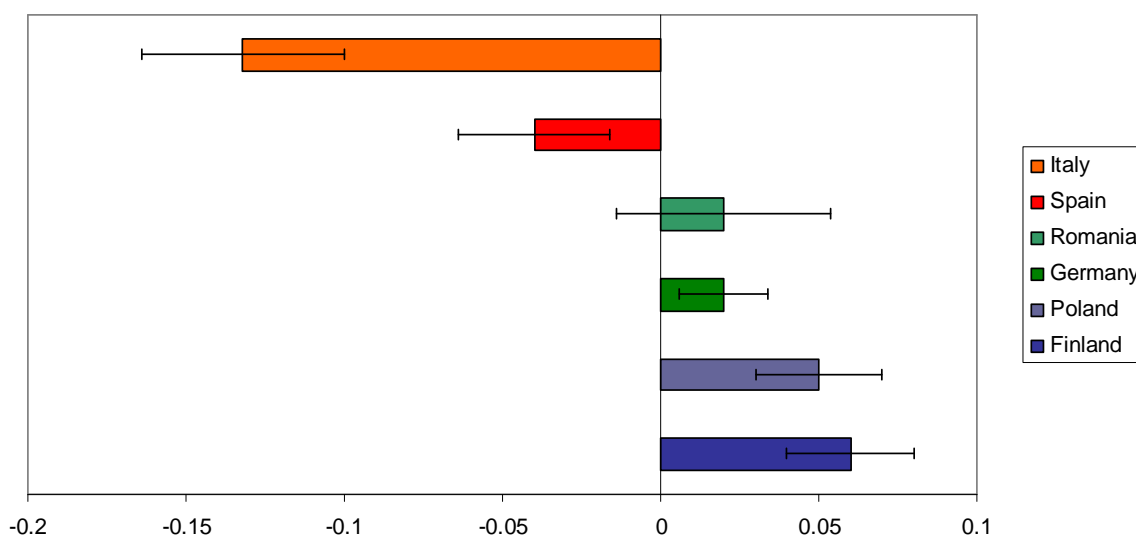


Figure 37 Estimation des paramètres et intervalles de confiance des modèles linéaires mixtes généralisés testant la corrélation entre l'abondance des oiseaux et des chiroptères par pays.

La prise en compte des variations temporelles des ressources semble tout aussi nécessaire à considérer que leurs variations spatiales le long des gradients latitudinaux.

Au cours de la première décennie du 21^{ème} siècle, les changements climatiques sont devenus un sujet largement débattu, aussi bien dans les médias que dans les publications scientifiques spécialisées. Un certain nombre d'espèces montrent déjà des réponses au réchauffement global, avec des effets documentés sur leur phénologie, leur répartition géographique ou même leur survie locale (Barbraud & Weimerskirch, 2001; Parmesan & Yohe, 2003; Barbraud *et al.*, 2011; Devictor *et al.*, 2012). Malgré leur diversité, leur large distribution et les prédictions que les chiroptères pourraient être parmi les taxons les plus affectés par le changement climatique : désynchronisation des mises bas et des abondances de proies, hibernation, disparition des habitats... (Kunz & Fenton, 2005; Adams, 2010; Adams & Pedersen, 2013), peu d'études se sont focalisées sur les patrons et les mécanismes de réponses de ces organismes à ces changements rapides (Sherwin *et al.*, 2013). Cette absence d'études est probablement due au fait qu'il n'existe aucun jeu de données à long terme et à large échelle sur la répartition, l'abondance ou la dynamique des chiroptères. L'unique étude sur les espèces européennes, basée sur de la modélisation, renforce l'idée que les chiroptères pourraient subir un impact important des changements climatiques prévus (Rebelo *et al.*, 2010). La raison avancée par les auteurs est que de nombreuses espèces n'auraient pas ou peu de chevauchement entre leur aire de répartition actuelle et celle prévue par les modèles. Ils prévoient également un mouvement rapide des populations vers le nord et une diminution des secteurs favorables au sud (Rebelo *et al.*, 2010). La phénologie liée aux futures conditions climatiques constituera une autre pression sélective, en particulier si les temps de gestation, régis par la température, se désynchronisent des périodes de pic d'abondance de leurs proies, c'est-à-dire de la phénologie des insectes (Sanz *et al.*, 2003; Thomas *et al.*, 2004; Adams, 2010).

Il existe encore d'importantes incertitudes quant aux conséquences des changements climatiques sur les populations de chiroptères.

Une première approche des effets du climat sur la niche climatique des chiroptères européens pourrait passer par le calcul de l'Indice Thermique des Communautés (CTI) qui correspond à la moyenne de l'optimal thermique des différentes espèces qui la compose (Devictor *et al.*, 2008). Son analyse sur le gradient latitudinal en comparaison de celui des oiseaux, qui commence lui, à être bien documenté (Devictor *et al.*, 2008, 2012; Barnagaud *et al.*, 2013) pourrait permettre de voir si les préférences des deux taxons, fonctionnellement proches, évoluent dans le même sens et avec la même intensité, ou dans des sens différents dans l'hypothèse où les chiroptères seraient guidés par des facteurs qui n'auraient que marginalement à voir avec la température. L'utilisation des CTI permettrait également de changer d'échelle et de tester les effets locaux du climat sur la richesse. En effet, les microclimats différents entre habitats peuvent être importants et agir comme des filtres sur les espèces en fonction de leur préférences thermiques (Gillingham *et al.*, 2012). Barnagaud *et al.* (2013) ont montré que la composition forestière influait sur le CTI des oiseaux à la fois à l'échelle locale et paysagère, rappelant que la composition des communautés intégrait les effets combinés de l'habitat et des préférences thermiques des espèces. Avec notre jeu de données, il serait intéressant de tester si le degré de mélange où la diversité fonctionnelle des arbres d'une forêt modifie le CTI des communautés de chiroptères et d'oiseaux le long du gradient latitudinal. Enfin, le CTI calculé pour les communautés d'essences forestières de la parcelle et comparé à ceux des chiroptères et oiseaux permettrait de détecter une éventuelle corrélation sur le gradient latitudinal et, en cas de relation significative, de prévoir les impacts qu'entraîneraient les modifications des enveloppes de distribution géographique des arbres sur les vertébrés volants insectivores.

L'utilisation du CTI pourrait permettre une première approximation de la réponse des chiroptères aux changements climatiques.

L'effet du microclimat, induit ou non par l'habitat, montre bien l'importance des approches multi-échelles, puisqu'il apparaît que le climat, facteur reconnu pour agir aux larges échelles, peut influencer fortement la composition des communautés locales. Comme les échantillonnages sont rarement standardisés à large échelle, beaucoup d'études analysent les patrons de richesse en utilisant des unités d'échantillonnage large comme des mailles cartographiques (Titeux *et al.*, 2004; Fahr & Kalko, 2011). À de telles échelles la description fine et détaillée de plusieurs variables clés (e.g., distribution d'espèces végétales, structure de la végétation) est impossible, aboutissant parfois à des résultats contradictoires entre échelles (Zhang *et al.*, 2013). Par exemple, dans les forêts d'Amérique du Nord, James & Wamer (1982) ont montré une relation positive entre la richesse en plantes ligneuses et la richesse des oiseaux à l'aide de données locales, tandis que Currie (1991) a constaté que la richesse des oiseaux ne montrait qu'une très faible association avec les espèces d'arbres avec des données issues de grilles à larges mailles. La reconnaissance que les processus locaux et régionaux agissaient de concert dans la détermination des communautés (Ricklefs, 2004) fut une avancée conceptuelle majeure. Par conséquent, il demeure essentiel de relier les observations faites à l'échelle locale à des gradients latitudinaux plus larges pour comprendre les mécanismes induisant les patrons de diversité. Peu d'études ont analysé les données à l'échelle locale sur de grands gradients spatiaux dans le but de vérifier l'importance relative de la structure de l'habitat local et de la composition par rapport à des gradients environnementaux larges (Field *et al.*, 2009; Zhang *et*

al., 2013). De plus, l'existence d'interactions entre échelles locales et globales a rarement été testée explicitement, alors que ces interactions informent sur la stationnarité des patrons de richesse le long de gradients (Osborne *et al.*, 2007).

Nos résultats, en s'appuyant sur des données locales précises sur un large gradient latitudinal, ont permis de mettre en évidence, même à large échelle, un effet important de l'habitat sur les richesse spécifiques. Pour la première fois, au moins pour les chiroptères, nous avons pu montrer que les effets de l'habitat n'étaient pas stationnaires, renforçant leurs intensités vers le nord avec la sévérité climatique.

7.3 L'effet de l'habitat sur les communautés de chiroptères forestiers : de la parcelle au paysage

Même si le climat peut influencer la répartition des espèces à des échelles locales, il reste néanmoins plutôt un facteur prédominant aux échelles globales. En revanche, aux échelles régionales et locales, l'utilisation des terres et les interactions biotiques sont plus influentes, que le climat, sur les patrons de richesse en espèces (Crome & Richards, 1988; Patriquin & Barclay, 2003; Bacaro *et al.*, 2008). A une échelle régionale, les extinctions et l'immigration créent, dans des temps plus courts que ceux de l'évolution, les pools d'espèces régionaux. A l'échelle locale, la sélection d'habitat et les interactions biotiques sont considérées comme les facteurs les plus déterminants (Pearson & Dawson, 2003; Field *et al.*, 2009). La diversité régionale ou γ -diversité définit le pool d'espèces disponibles et la limite supérieure de la richesse spécifique locale. Pour identifier les processus qui déterminent la diversité locale (α -diversité), il faut déterminer comment les changements (ou 'turnover') d'espèces entre les différentes communautés d'une région (β -diversité), relie les échelles régionale et locale (Whittaker *et al.*, 2001; Devictor *et al.*, 2010; Fahr & Kalko, 2011).

7.3.1 Effets de l'habitat forestier à l'échelle de la parcelle

A l'échelle locale, dans les différentes régions forestières européennes échantillonnées, la diversité, la composition et la structure des habitats forestiers agissent sur les communautés de chiroptères. Dans le cadre du projet FunDivEurope, le réseau de parcelles a été sélectionné, entre autres, sur des critères de diversité en arbres allant des monocultures, jusqu'aux forêts en mélange à cinq essences différentes (Baeten *et al.*, 2013). Indépendamment de la latitude, l'activité des chiroptères européens menacés, inscrits à l'annexe 2 de la directive « Habitat », augmente significativement avec la diversité en essences forestières (*chapitre 5*). Les espèces à statut de conservation défavorable sont le plus souvent des espèces spécialistes, dont les niches écologiques sont plus étroites (Clavel *et al.*, 2010), et qui trouvent probablement dans la diversité des essences forestières des ressources spécifiques, notamment trophiques, qui leur sont indispensables.

Le maintien d'une diversité des essences forestières accroît la valeur des forêts pour les chiroptères européens menacés, et devrait donc être une priorité de gestion dans les zones « Natura 2000 » à enjeux chiroptérologiques.

La composition forestière semble également jouer un rôle important sur les principaux indices que nous avons étudiés, à savoir : la richesse spécifique, l'abondance, l'assemblage des communautés et la valeur patrimoniale des assemblages (*chapitres 3, 4 et 5*). De façon générale, la diversité et l'abondance des essences feuillues augmentent la qualité des habitats pour les chiroptères européens. Ces résultats sont en concordance avec l'effet bénéfique des feuillus démontré par ailleurs, sur les patrons de richesse multi-taxonomique dans des contextes de plantations de conifères (Barbaro & van Halder, 2009). La magnitude de ces effets positifs augmente vers le nord. Cette non stationnarité pourrait être due à deux facteurs différents, mais

difficiles à séparer, et probablement complémentaires qu'il serait important d'évaluer dans de prochaines études. La première hypothèse serait une plus grande quantité de ressources (proies et gîtes) associée aux essences feuillues, qui, en contexte de moindre énergie disponible, devient de plus en plus critiques et donc recherchées de plus en plus activement par les différentes espèces (Pautasso & Gaston, 2005; Ferger *et al.*, 2014). La seconde hypothèse se base sur la diminution importante de la diversité et de l'abondance des arbres feuillus sur le gradient latitudinal pour des raisons biogéographiques et historiques (Jobbágy & Jackson, 2000). Cette rareté de la ressource, à l'échelle régionale, pourrait de fait concentrer les espèces et les individus sur les sites où cette composante clé de l'habitat est la plus abondante. Une possibilité pour discriminer ces deux hypothèses consisterait à analyser l'effet de la composition forestière sur chacune des deux ressources : les proies et les gîtes. Néanmoins, la magnitude de l'effet des feuillus étant plus importante sur l'activité que sur la richesse spécifique des chiroptères, il semble bien que la sélection de l'habitat de chasse se porte sur les feuillus, probablement en lien avec la disponibilité des proies (*chapitre 4*).

A l'échelle locale, la présence d'essences feuillues augmente de façon non stationnaire la capacité d'accueil des parcelles forestières pour les chiroptères européens, avec un effet positif marqué vers les hautes latitudes.

A l'inverse, la structure forestière, et plus particulièrement l'encombrement du sous-bois, diminue de façon stationnaire l'ensemble des indices de diversité des chiroptères dans les parcelles européennes (*chapitre 3*). Ainsi, la richesse spécifique, la richesse fonctionnelle et la diversité des communautés chiroptérologiques diminuent avec l'augmentation de la densité des strates arbustives et buissonnantes. Ces résultats sont globalement en accord avec les études précédentes qui ont pu être réalisées sur l'effet de ces facteurs pour les chiroptères (Adams, 2010; Smith & Gehrt, 2010; Titchenell *et al.*, 2011; Jung *et al.*, 2012). La complexification de la structure augmente la disponibilité des ressources en offrant un plus grand nombre de niches et une plus grande abondance d'insectes (Safi & Kerth, 2004; Dodd *et al.*, 2012; Müller *et al.*, 2012), mais en réduit l'accessibilité par un encombrement physique accru qui perturbe la mobilité et les processus d'écholocation (Schnitzler *et al.*, 2003; Titchenell *et al.*, 2011). Ainsi, la structure agit comme un filtre environnemental, via les traits d'histoire de vie, limitant l'accès aux seuls groupes fonctionnels capables d'évoluer et de chasser efficacement dans ces types d'habitats. En contexte de forte redondance fonctionnelle, et probablement de compétition accrue, dans les zones méditerranéennes, cette structuration favorise néanmoins les espèces glaneuses, peu mobiles et aux niches plus étroites (*chapitre 5*). Ces espèces spécialistes montrent en général des statuts de conservation plus défavorables (barbastelle d'Europe, murin de Bechstein). Comme pour la composition, la structure semble être un filtre plus contraignant pour l'accès aux proies que pour l'accès aux gîtes.

A l'inverse de la diversité de la composition, la complexité de la structure forestière est un filtre environnemental qui agit négativement et de façon stationnaire sur les chiroptères européens.

Le dernier facteur testé à l'échelle locale est la diversité du bois mort (*chapitres 4 et 5*). Alors qu'il a été beaucoup utilisé comme indicateur indirect pour de nombreux groupes taxonomiques, notamment chez les insectes (Brin *et al.*, 2009; Lassauce *et al.*, 2011; Larrieu *et al.*, 2014; Müller *et al.*, 2014), il existe peu d'études spécifiques sur l'effet du bois mort pour les chiroptères. A l'image de la structure et de la composition forestière, le bois mort est connu pour influencer la ressource en proies, via les insectes saproxyliques qu'il abrite, et sur la ressource en gîte via les microhabitats qu'il fournit. A l'échelle européenne, il semblerait que le bois mort ait un effet positif sur l'abondance et la richesse spécifique des chiroptères (*chapitre 5*). Cet effet augmente en intensité avec la latitude, ce qui suggère que sa capacité à augmenter la disponibilité en proies devient de plus en plus prépondérante au fur et à mesure que la capacité d'accueil des habitats diminue. La disponibilité en arbres morts a également un effet positif sur la richesse spécifique des chiroptères européens, s'expliquant sans doute par une augmentation de la disponibilité en gîtes potentiels, qui aurait un effet bénéfique indépendamment de la latitude ou de la disponibilité alimentaire. Pour les espèces à enjeux patrimoniaux, à l'échelle européenne, l'augmentation du nombre d'arbres morts augmente également leur activité de façon non stationnaire (*chapitre 5*). En effet, l'attractivité des arbres morts pour les chiroptères, dont le statut de conservation est défavorable, est plus importante dans les zones méditerranéennes, là où les espèces arboricoles sont plus nombreuses, mais aussi là où les forêts sont souvent plus petites et possèdent moins de gros arbres susceptibles d'accueillir les colonies (Mehr *et al.*, 2012; Regnery *et al.*, 2013). L'absence d'effet des arbres morts dans les paysages de plantations de pin (*chapitre 4*) est probablement liée, soit à des descriptions des microhabitats pas suffisamment précises, soit à une superficie d'échantillonnage trop restreinte.

Le bois mort apparaît comme une structure clé pour les chiroptères européens dont l'importance est renforcée quand les ressources alimentaires et/ou en gîtes potentiels sont les plus limitantes.

Pour aller plus loin dans la compréhension des mécanismes de sélection d'habitat par les chiroptères à l'échelle locale, il serait important de s'attacher à discriminer, de façon plus fine, les effets de ces différents facteurs sur les deux types principaux de ressources que constituent les gîte et les proies. Il faudrait notamment compléter le jeu de données actuel en décrivant de manière plus fine les microhabitats liés aux arbres, comme celles proposées par Larrieu *et al.* (2014) ou Bas *et al.* (2011), et de quantifier la richesse et l'abondance en proies par piégeage passif ou par échantillonnage actif.

Une approche alternative, espèce centrée, pourrait être faite par le biais de la télémétrie sur des espèces ciblées en fonction de traits d'histoire de vie choisis (Figure 38). Cette approche permettrait de localiser les gîtes et les territoires de chasse utilisés par les individus de différentes espèces et de décrire les facteurs prépondérants dans la sélection multi-échelle des deux types de ressources (Lundy *et al.*, 2012; Zeale *et al.*, 2012; Ashrafi *et al.*, 2013; Dietz *et al.*, 2013). La description multi-échelle des caractéristiques des gîtes d'espèces largement dépendantes des habitats forestiers, comme la barbastelle d'Europe ou le murin de Bechstein (Ruys & Bernard, 2014), à enjeu de conservation (*chapitres 4 et 5*) et aux exigences en gîtes et

en proies contrastées (Russo et al., 2004, 2010; Dietz & Pir, 2009; Hillen et al., 2010; Hohti et al., 2011; Dawo et al., 2013), permettrait de caractériser les critères de sélection de cette ressource pour les deux espèces. Le suivi nocturne des individus, à l'aide de triangulation, permettrait également de définir la surface et la composition des habitats des domaines vitaux. Le suivi d'individus à différentes périodes du cycle biologique permettrait de mettre en évidence les changements spatio-temporels de sélection d'habitat en fonction de leurs exigences physiologiques mais aussi des variations de proies. En collaboration avec le bureau d'étude Elyomis, une réponse à un appel à projet a été réalisée pour travailler sur une partie de ces questions, mais ce projet n'est actuellement pas encore financé. Ces études spécifiques pourraient aussi être complétées par la valorisation des nombreuses études de télémétrie réalisées par les associations, sous réserve du degré de standardisation des méthodes de suivi utilisées.

Des études de télémétrie seraient utiles pour mettre en évidence les critères multi-échelles de sélection des gîtes et des zones de chasse.



Figure 38 barbastelle d'Europe équipée d'un émetteur VHF, Chiroptérologue en recherche télémétrique d'un gîte arboricole.

7.3.2 Effet de l'habitat forestier à l'échelle du paysage

Prédire la richesse spécifique en fonction des conditions environnementales nécessite la compréhension des contributions relatives des différents processus imbriqués le long de gradients multi-échelles (Loreau, 2000). Les processus à l'échelle du paysage relient ceux des échelles locales et régionales, ce qui permet une meilleure compréhension des patrons de richesse taxonomique et fonctionnelle (Whittaker *et al.*, 2001). De plus, une des composantes du changement global concerne les modifications de la structure et de la composition des paysages à long terme sur de larges échelles spatiales, avec des conséquences majeures sur la distribution des espèces et la composition des communautés. Ainsi, comprendre les mécanismes de structuration des communautés à l'échelle du paysage est nécessaire à la mise en place de stratégies de conservation à long terme.

Dans un vaste paysage de plantations intensives de conifères, comme celui du massif forestier des Landes de Gascogne, les communautés de chiroptères sont sensibles à la présence de boisements feuillus à l'échelle de la parcelle (dans les plantations de pin), mais plus encore à des échelles plus larges, de l'ordre de 500 m autour des parcelles (*chapitre 3*). En effet, l'activité des chiroptères augmente avec la quantité totale de boisements de feuillus dans le paysage environnant. Les espèces les plus abondantes dans les plantations étant principalement anthropophiles (avec des gîtes installés dans le bâti), il est fort probable que l'effet positif des boisements feuillus soit plus l'effet de la disponibilité en insectes-proies qu'en gîtes potentiels. Cette hypothèse est par ailleurs renforcée par la diminution marquée de l'activité en forêt au mois de juin, période où les femelles réduisent la taille de leurs domaines vitaux (Kerth *et al.*, 2001; Henry *et al.*, 2002; Kunz & Fenton, 2005) et à un moment où les insectes sont à priori plus abondants (concordance saisonnière de la ressource et des besoins physiologiques pour l'élevage des jeunes).

La quantité de boisements feuillus dans les matrices de paysage environnant influence également la composition des communautés de chiroptères avec notamment l'apparition d'espèces à enjeu de conservation comme la barbastelle d'Europe ou le Petit rhinolophe, qui sont plus actives dans les parcelles entourées d'un paysage plus riches en boisements feuillus (*chapitre 4*). Comme pour les oiseaux, les araignées, les papillons rhopalocères ou les coléoptères carabiques (Barbaro *et al.*, 2005; van Halder *et al.*, 2008; Barbaro & van Halder, 2009), les fragments semi-naturels d'anciennes chênaies ou de ripisylves sont donc des habitats clés dans le paysage pour les populations régionales de chiroptères.

En revanche, la diversité des habitats dans le paysage ne semble pas avoir d'effet sur la richesse spécifique, l'activité et l'assemblage des communautés de chiroptères. Cette diversité d'habitat est pourtant un facteur majeur pour la diversité des autres taxa étudiés dans des contextes similaires, notamment la proportion relative dans le paysage de milieux ouverts herbacés et buissonnants comme les pare-feux ou les landes relictuelles (Barbaro *et al.*, 2007; van Halder *et al.*, 2008). Il est possible que la stratégie d'échantillonnage centrée sur la proportion relative de feuillus à différentes échelles n'ait pas permis de mettre en évidence l'importance des milieux ouverts semi-naturels et des lisières sur les chiroptères, alors même que ce sont des habitats de chasse importants dans ce type de matrice paysagère (Charbonnier *et al.*, 2014). Les contextes paysagers sélectionnés n'étaient sans doute pas suffisamment contrastés pour faire ressortir des effets de la diversité d'habitats à l'échelle du paysage environnant pour les communautés de chiroptères des forêts de plantation.

Les boisements de feuillus, dans des matrices paysagères dominées par des plantations de pin, augmentent la richesse et la valeur patrimoniale des communautés de chiroptères.

La question d'une possible non stationnarité des mécanismes de structuration des communautés à l'échelle du paysage pourrait être également testée sur le gradient latitudinal européen étudié dans le projet FunDivEurope. L'hypothèse à tester serait plus précisément que la diminution de la capacité d'accueil des habitats vers le nord renforce l'effet de l'hétérogénéité du paysage via

des processus de complémentation de ressources, ou qu'au contraire, la sélection de l'habitat se traduit plutôt par le choix de structures-clés à une échelle locale ?

Une analyse de la stationnarité des effets du paysage sur les patrons de richesse et de diversité sur le gradient latitudinal européen permettrait une meilleure compréhension des mécanismes d'assemblages des communautés de chiroptères forestiers.

Une autre question à l'échelle du paysage peu ou pas étudiée en Europe est la conséquence de la fragmentation forestière sur les communautés de chiroptères (Fuentes-Montemayor *et al.*, 2013). Les effets de la taille des fragments, de la distance entre les fragments et de leur connexion sont autant de sujets sur lesquels il devient urgent d'apporter des réponses au vu de la vitesse de l'évolution du paysage, mais aussi des attentes de la société civile et des administrations au travers de démarches telles que la trame verte et bleue en France (Charvolin *et al.*, 2011), la Structure Ecologique Principale en Wallonie (Dufrêne, 2004) ou encore l'émergence de projets de trame noire visant à limiter les effets de barrière créés par les éclairages nocturnes (Chepesiuk, 2009; Stone *et al.*, 2009; Lewanzik & Voigt, 2014). L'approche télémétrique évoquée plus haut permettrait de répondre également à une partie de ces questions sur l'utilisation de l'espace par les espèces et les individus en fonction de la structure spatiale, de la diversité des habitats, des effets de complémentation et de la présence de divers éléments-clés à différentes échelles du paysage. Le réseau de sites et les bases de données pour étudier les problématiques de la fragmentation sur la biodiversité se sont fortement développés aux travers différents projets nationaux et internationaux tels que BioFrag ou SmallForest (e.g., Pfeifer *et al.*, 2014). Ces outils opérationnels permettraient de tester par exemple les effets de la taille des fragments forestiers sur l'abondance et la diversité des chiroptères. Les chiroptères, ayant des capacités de mobilité importantes, sont supposés être moins sensibles aux phénomènes d'isolement des fragments d'habitats ; hypothèse qui reste cependant à vérifier en comparaison avec d'autres taxons échantillonnés en parallèle, comme par exemple les oiseaux, sur des réseaux observationnels ou expérimentaux communs.

Les effets de la taille des fragments et de leur connectivité sur les communautés de chiroptères pourraient être analysés en se basant sur des réseaux de sites expérimentaux ou d'observations déjà existants, pour répondre aux enjeux actuels de gestion durable des forêts et d'aménagement du territoire à l'échelle européenne.

Enfin, une des conséquences les plus rapides de la fragmentation forestière est l'augmentation des lisières (Harper *et al.*, 2005). De façon empirique, il est communément admis par les chiroptérologues que les lisières constituent des structures clés dans le paysage, où l'activité et l'abondance des chiroptères est souvent maximale. Ce patron a cependant rarement été testé de manière expérimentale malgré son intérêt notamment pour la lutte biologique par conservation (*chapitre 6*) qui vise, par un aménagement judicieux de leur environnement, à faciliter l'installation et l'activité spontanées des ennemis naturels. En effet, peu d'études en Europe ont formellement testé les effets de cette structure paysagère clé sur les patrons de diversité des communautés de chiroptères. Chez les oiseaux, les effets de lisières, dans des paysages à niveaux de fragmentation intermédiaires, augmentent la prédation des herbivores forestiers en

renforçant l'équitabilité fonctionnelle et la complémentation des traits dans les assemblages d'oiseaux (*annexe 5*). Une telle hypothèse serait intéressante à vérifier pour les chiroptères afin de mieux appréhender, à la fois les conséquences de la fragmentation, mais aussi les interactions biotiques, et notamment trophiques, à la base des services écosystémiques rendus par les chiroptères.

La fragmentation forestière pourrait, en augmentant la quantité de lisières, accroître la diversité et l'activité des chiroptères et les services écosystémiques qui leurs sont associés. Cette hypothèse reste cependant à tester dans différents contextes paysagers.

7.3.3 Effets de l'habitat forestier à l'échelle régionale

Les atlas nationaux ou régionaux sont désormais reconnus comme pouvant être des outils utiles dans la caractérisation à large échelle des exigences des espèces (Brotons *et al.*, 2004; Titeux *et al.*, 2004; Barwell *et al.*, 2014). La sortie en 2014 de l'Atlas des chiroptères d'Aquitaine (Ruys & Bernard, 2014) pourrait permettre d'analyser les mécanismes de répartition des espèces à une échelle intermédiaire entre le paysage (*chapitre 4*) et l'Europe (*chapitre 3*). De plus, la dynamique régionale des associations naturalistes a permis au cours de ces 2 dernières années la réalisation et la publication d'autres atlas réalisés sur la même entité géographique avec un maillage identique. Ainsi, outre les chiroptères, les informations sont disponibles sur les oiseaux nicheurs, les reptiles et amphibiens, les petits carnivores, les ongulés et les micromammifères (Figure 39). La comparaison à large échelle de groupes taxonomiques fonctionnellement éloignés permettrait de décrire les patrons de répartitions spatiaux indispensables à la mise en place de politiques de conservation et d'aménagement du territoire cohérentes à l'échelle régionale.

La publication récente de plusieurs atlas régionaux fournit l'occasion de comparer les effets de la composition et de la structure du paysage à l'échelle régionale pour plusieurs groupes taxonomiques fonctionnellement différents.

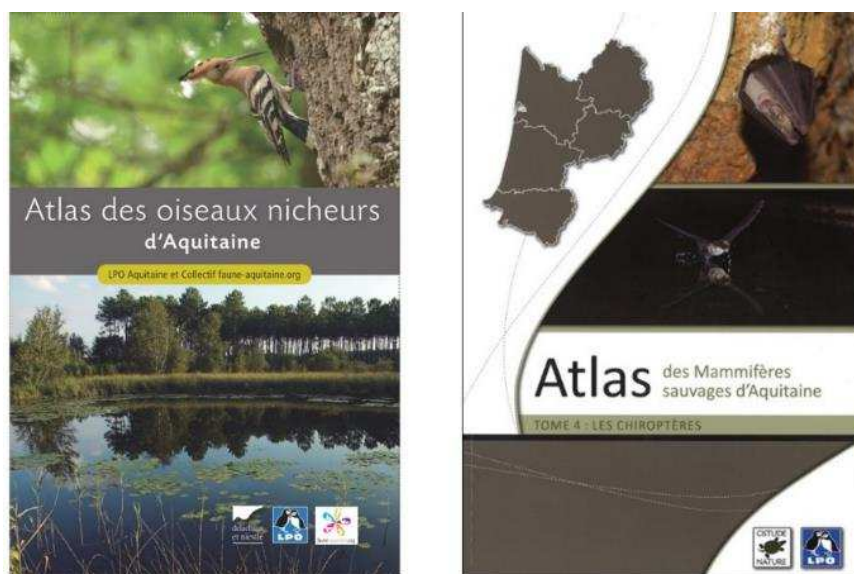


Figure 39 Atlas des oiseaux et des chiroptères en Aquitaine

7.4 Effets des interactions biotiques sur les communautés de chiroptères forestiers européens

7.4.1 Distribution spatiale et temporelle des proies

Une des interactions biotiques qui influe le plus la distribution, l'abondance et l'activité des espèces et des individus est la relation prédateur-proie (MacArthur & Pianka, 1966). Cette relation est guidée principalement par les réponses numériques et fonctionnelles des prédateurs aux densités de proies (Bretagnolle & Gillis, 2010). La réponse numérique est une modification de la densité des prédateurs qui s'ajuste à l'abondance des proies par le biais de la croissance démographique ou de la dispersion, conduisant à des modèles d'agrégation dans les habitats les mieux pourvus en ressources alimentaires (Goss-Custard, 1970). La réponse fonctionnelle est l'ajustement du taux de consommation des prédateurs à l'abondance de sa proie, de sorte que le taux de consommation est un déterminant majeur de la régulation de la population de proies par les prédateurs (Abrams & Ginzburg, 2000; Glen, 2004). Les chiroptères sont des insectivores efficaces capables de consommer une grande quantité d'insectes au cours de la nuit. Très peu d'études ont analysé la capacité des chiroptères à répondre numériquement à l'abondance totale de proies potentielles (Müller *et al.*, 2012; Gonsalves *et al.*, 2013), et encore moins à présenter une réponse fonctionnelle à un type de proie particulier (McCracken *et al.*, 2012), sans pouvoir mettre en évidence une coïncidence entre l'abondance de l'espèce proie et les zones de chasse des prédateurs.

Par le jeu des relations prédateurs-proies, les chiroptères devraient être en mesure de réguler les populations de ravageurs forestiers.

Issus d'une méthode expérimentale utilisant de façon originale la phéromone sexuelle d'un lépidoptère défoliateur forestier (la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa*) artificielles spécifiques, nos résultats montrent que deux espèces de chiroptères européens montrent des réponses numériques et fonctionnelles à la densité de leur proies (*chapitre 6, annexes 1 et 2*). Ainsi, en créant artificiellement des agrégats de proies sans modifier l'environnement (par des pièges lumineux par exemple), les activités de prospection et de chasse des chiroptères augmentent sur les lisières où les papillons de la processionnaire du pin sont les plus abondants. Cette prédation active des chiroptères a, en outre, des conséquences pour la démographie de sa proie. A abondance équivalente de papillons adultes, les lisières les plus prospectées par les chiroptères présentent un nombre plus faible de nids de chenilles l'année suivante.

Cette étude est la première à mettre en évidence un effet direct de régulation des populations d'un ravageur forestier par les chiroptères tout en en détaillant les mécanismes.

La processionnaire du pin est le principal ravageur des forêts de pin du bassin méditerranéen, incluant le sud de l'Europe, les Balkans et l'Afrique du nord. Les fortes défoliations causées par cette espèce peuvent réduire la croissance des arbres, et des épisodes répétés de pullulation

peuvent causer le dépérissement de peuplements forestiers (Jacquet *et al.*, 2012). Avec le réchauffement climatique, l'espèce étend son aire de répartition vers le nord et en altitude (Battisti *et al.*, 2005; Robinet & Roques, 2010). Outre les dégâts forestiers liés aux défoliations, les chenilles (larves du 3^e au 5^e stade) de l'espèce peuvent entraîner, par le biais de leurs soies urticantes, des problèmes de santé humaine et vétérinaire (Fagrell *et al.*, 2008; Rodriguez-Mahillo *et al.*, 2012).

La limitation des populations de processionnaire du pin constitue un enjeu économique et sanitaire important dans les régions largement boisées, comme celles des landes de Gascogne.

Jusqu'alors les études sur les ennemis naturels de la processionnaire du pin avaient porté sur les oiseaux (Barbaro & Battisti, 2011) et les parasitoïdes (Battisti, 1989). Pour chaque stade du cycle biologique de l'espèce, hormis pour les adultes, des prédateurs spécialistes et généralistes avaient été identifiés (Barbaro *et al.*, 2008, 2013; Barbaro & Battisti, 2011; Castagneyrol *et al.*, 2014) (annexe 3). A l'exception notable des engoulevants (annexe 3), les chiroptères sont les seuls prédateurs identifiés comme étant capables de montrer des réponses numériques et fonctionnelles à l'abondance des papillons adultes. La prédation au stade imago des insectes est celle qui est la plus efficace dans la régulation des populations puisque ce stade correspond à celui où les individus sont les moins nombreux (Dempster, 1983). Dans le contexte régional aquitain, cela est d'autant plus intéressant que les taux de parasitisme des pontes sont très faibles (annexe 4).

Les chiroptères assurent un important service de régulation des populations du principal insecte ravageur des pinèdes du sud de l'Europe.

Hormis les facteurs spatiaux développés plus haut, la distribution des espèces dépend de contraintes physiologiques que leurs impose leur cycle biologique. Ce caractère saisonnier peut avoir de multiples effets qui ne sont pas ou peu pris en compte car les études se concentrent souvent sur un seul stade du cycle biologique ou sur une seule année. De plus, les abondances de proies présentent en général d'importantes variations à différentes échelles temporelles obligeant les prédateurs à modifier leurs comportements et leurs zones de chasse (Péron *et al.*, 2010). A l'échelle interannuelle, beaucoup d'espèces de proies présentent des dynamiques de population cycliques (Hanski *et al.*, 1991; Stenseth, 1999) et il est attendu chez les insectes que la fréquence et la magnitude des pullulations soient de plus en plus importantes (Barbosa *et al.*, 2012).

La prise en compte de la non stationnarité temporelle des mécanismes de distribution est indispensables à la mise en place de préconisations de gestion durable.

Pour compléter les résultats obtenus dans un contexte de niveau de population relativement bas pour la processionnaire du pin (chapitre 6), il conviendrait de réaliser un échantillonnage similaire sur un pas de temps plus long correspondant à minima à un cycle complet de pullulation. Le réseau d'observation du Département de la Santé des Forêts sur le massif des

Landes de Gascogne intègre une centaine de sites où un suivi précis de la dynamique interannuelle de la processionnaire du pin est réalisé. Ce réseau pourrait constituer un bon support pour ce type d'étude. Deux hypothèses principales pourraient ainsi être testées au bout de quelques années de suivi. La première hypothèse consisterait à estimer les modifications de la magnitude des réponses des chiroptères et leurs conséquences sur la démographie de la processionnaire du pin selon ses niveaux de population. La seconde hypothèse plus théorique, sur les réponses prédateur-proie, serait de tester si les espèces de chiroptères spécialistes, avec l'augmentation des abondances de proies du ravageur, sont également en mesure de mettre en place des réponses numériques et fonctionnelles comme le suggère la littérature théorique (Symondson *et al.*, 2002; Nixon & Roland, 2012). Dans notre étude, à des niveaux bas de population de proie, seules les espèces généralistes ont montré des réponses significatives.

A une échelle temporelle annuelle, correspondant au cycle biologique complet de la proie, il serait aussi intéressant de suivre la phénologie des papillons et leur quantité dans le régime alimentaire des chiroptères. Ainsi, McCracken *et al.* (2012) ont pu détecter, dans une colonie de *Tadarida brasiliensis*, une augmentation du nombre de fèces contenant des traces d'un ravageur du maïs fortement corrélée à la phénologie de ce noctuidae. En complément de l'activité ultrasonore, cette expérience permettrait de renforcer les résultats concernant la réponse fonctionnelle des chiroptères. Le recours à une analyse par PCR sur du guano, récolté sous des niohirs ou au cours de captures dans des contextes de pinède, pourrait être une façon rapide et efficace de détecter la présence d'ADN de processionnaire du pin ou d'autres espèces d'insectes ciblées (Puechmaille *et al.*, 2007; Long *et al.*, 2013; Dodd *et al.*, 2012) durant la saison. Au cours de l'étude du chapitre 5, nous avons tenté une première approche de ce type pour avoir une preuve formelle de consommation de la processionnaire du pin par la sérotine commune et la pipistrelle de Kuhl *Pipistrellus kuhlii*, grâce à une collaboration avec l'équipe d'Éric Petit à Rennes et celle de Jérôme Rousselet d'Orléans. Malheureusement, la récolte tardive en saison du guano et sous des colonies installées dans des contextes plus urbains que forestiers n'a pas permis d'atteindre cet objectif. Néanmoins, la qualité de la collaboration et la littérature nous encouragent fortement à renouveler l'expérience avec un échantillonnage de guano mieux ciblé. L'utilisation du barcoding pourrait également être envisagée pour déterminer l'ensemble des ravageurs forestiers consommé par les chiroptères sur une année (Zeale *et al.*, 2011).

Enfin, à l'échelle d'une nuit, les prédateurs devraient s'agréger là où la ressource est la plus abondante, selon la théorie de la distribution libre idéale (Fretwell & Calver, 1969). La mise en place d'une réponse numérique à l'échelle de la lisière par les chiroptères corrobore cette théorie. Par ailleurs, la réponse agrégative est une stratégie importante pour exploiter des ressources difficiles à prédire et à défendre (Müller *et al.*, 2012). Pour trouver les secteurs de chasse favorables, les individus doivent collecter des informations sur la localisation des concentrations de proies (Johst *et al.*, 2001). Un moyen efficace de collection de cette information sur la ressource est donc nécessaire et pourrait se faire selon plusieurs mécanismes chez les chiroptères. Le mécanisme le plus souvent avancé est l'organisation en méta-colonies selon un processus de fission-fusion qui permettrait d'échanger des informations avec un plus grand nombre d'individus que ne peut en contenir un gîte (Kerth *et al.*, 2011; Fleischmann &

Kerth, 2014). Néanmoins des espèces possédant cette organisation sociale en méta-colonie présentent des comportements territoriaux forts sans chevauchement des domaines vitaux des individus (Kerth *et al.*, 2001). L'étude des cris sociaux, plus long et plus bas en fréquence (Figure 40), qui servent à communiquer entre individus, pourrait également leur permettre soit de partager soit de défendre les ressources qu'ils ont trouvé (Barlow & Jones, 1997; Wright *et al.*, 2014). En ré-analysant les enregistrements déjà acquis, il semble possible de tester la relation entre le nombre de cris sociaux, l'activité des chiroptères et l'abondance de papillon adultes de processionnaire du pin pour établir le rôle de ceux-ci dans l'échange d'information. Une corrélation positive entre cris sociaux et activité de l'espèce serait due à un partage de l'information, alors qu'une relation inverse indiquerait une défense de la ressource (Barlow & Jones, 1997; Wilson, 2014). Cette corrélation devra être mise en relation avec la densité de proies pour éventuellement déceler des changements de comportement en condition de ressources plus limitantes.

Les premières analyses exploratoires (Figure 41 et Figure 42) semblent plutôt indiquer une défense de la ressource, par l'augmentation des cris avec l'abondance de proies et une relation négative entre les cris sociaux et les actions de chasse.

Des études complémentaires à différentes échelles temporelles sont nécessaires pour mieux appréhender les capacités des chiroptères à réguler les insectes ravageurs forestiers.

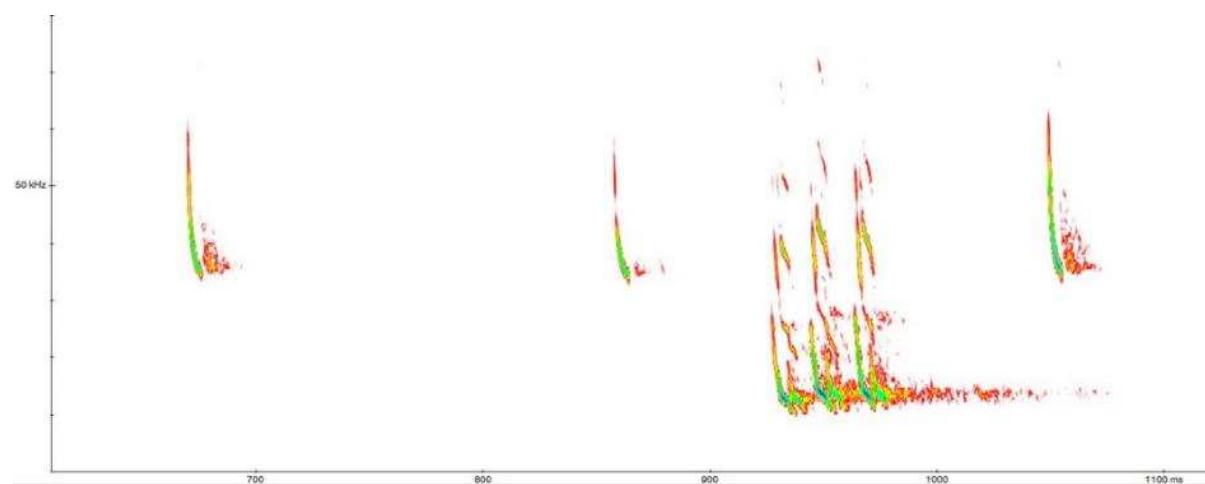


Figure 40 Cris sociaux de pipistrelle de Kuhl en lisière de pinède girondine.

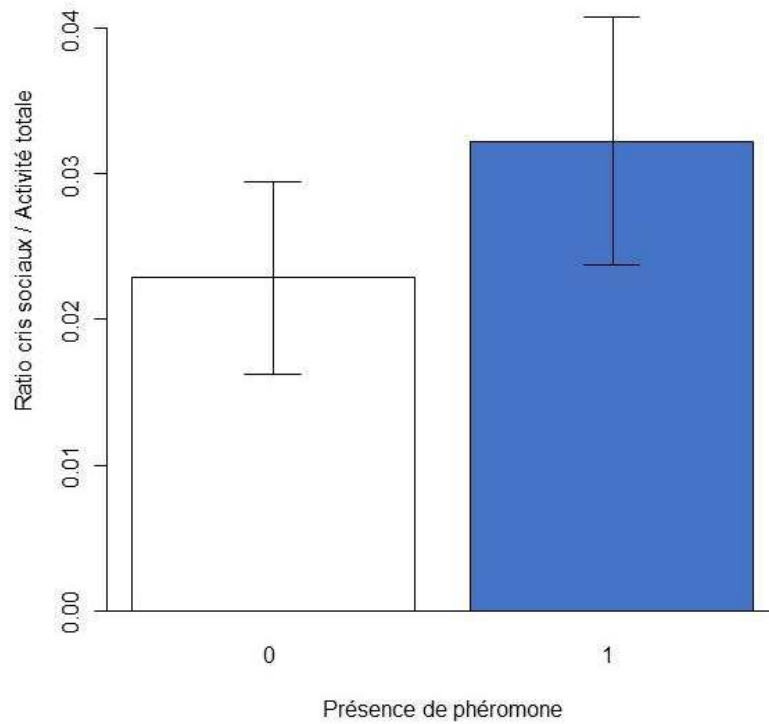


Figure 41 Analyse préliminaire montrant une augmentation des cris sociaux à proximité des agrégats de proies (adultes de processionnaire du pin)

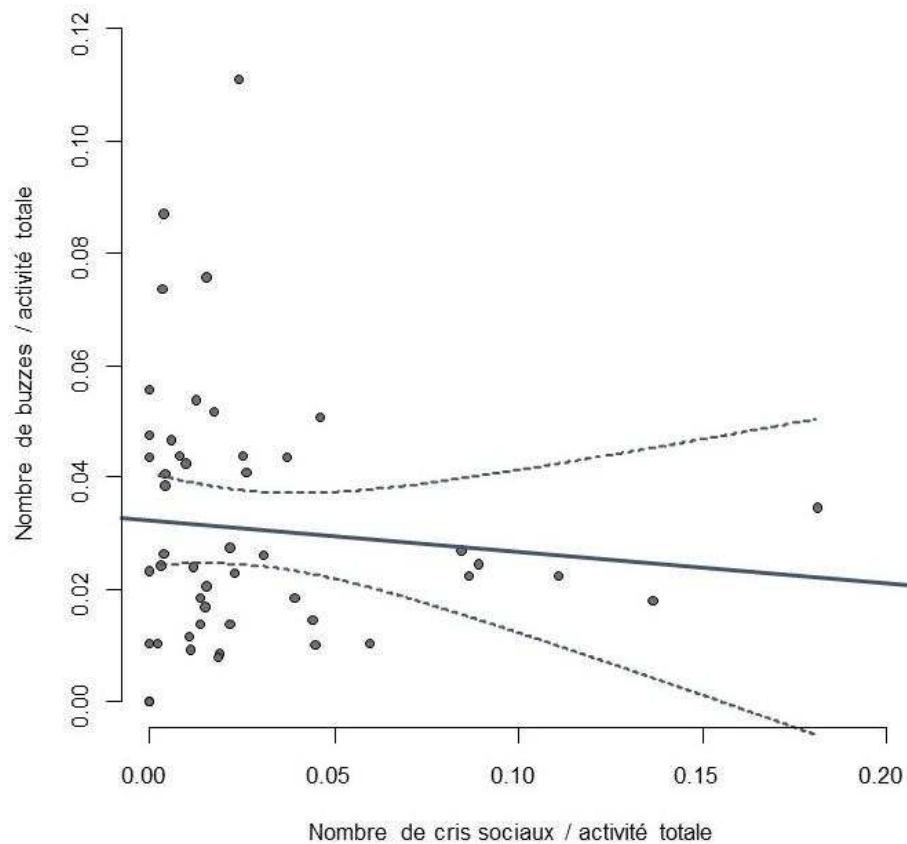


Figure 42 Analyse préliminaire montrant que l'activité de chasse décroît avec l'augmentation du nombre de cris sociaux

7.4.2 L'écologie de la peur induite par les chiroptères

L'effet des prédateurs sur la démographie des proies est traditionnellement attribué à la seule prédation directe. Une alternative qui se dégage dans la littérature est un ensemble d'effets indirects de non-consommation regroupé sous l'appellation « d'effets de la peur » (Preisser & Bolnick, 2008; McCauley *et al.*, 2011; Zanette *et al.*, 2011). Ces effets indirects peuvent inclure des changements de la vigilance, de l'utilisation de l'habitat, des comportements de recherche de nourriture ou des modifications physiologiques (Creel & Christianson, 2008; Sheriff *et al.*, 2009; Travers *et al.*, 2010).

La simple menace de prédation peut réduire la croissance, la survie et la fécondité des proies.

Chez les hétérocères plusieurs études ont testé les effets de la perception des ultrasons sur le comportement des individus. Au cours de l'évolution, en réponse à la pression de sélection, plus de 14 familles d'hétérocères ont développé des organes d'audition (organe tympanique), permettant de percevoir les écholocations ultrasonores de chiroptères (Waters, 2003; Zha *et al.*, 2009). Ces espèces tympanées ont adopté plusieurs moyens de défense en cas de détection de cris de chiroptères prédateurs. Certains émettent des sons en retour pour brouiller les échos, d'autres accélèrent subitement ou se laissent tomber et mettent d'autant plus de temps à redécoller que l'échololocation est forte (Skals *et al.*, 2003; Svensson *et al.*, 2004; Barber & Kawahara, 2013). En période d'accouplement, l'exposition à des écholocations nombreuses conduit les mâles à arrêter la recherche des femelles, et, dans certains cas, les femelles à stopper leur émissions de phéromones (Acharya & McNeil, 1998; Brunel-Pons *et al.*, 2011).

La simple présence des chiroptères, même sans prédation directe, pourrait conduire à limiter la fécondité et la survie des ravageurs forestiers.

Ces différentes méthodes de défense développées par les hétérocères pourraient être mises à profit pour réaliser des expériences d'exclusion sonore sur des jeunes arbres pour estimer les effets de la prédation par les chiroptères sur l'herbivorie. Cette technique éviterait l'installation et la désinstallation de cages d'exclusion soirs et matins durant tout un printemps. Il serait alors possible de discriminer les effets de la prédation par les oiseaux de ceux des chiroptères sur les dégâts foliaires, ce qui n'a pour l'heure jamais été réalisé en zone tempérée. Beaucoup d'études se sont penchées sur les effets des ultrasons sur les réactions des papillons adultes, mais aucune sur les stades larvaires. Les espèces glaneuses de chiroptères sont connues pour consommer des chenilles et même parfois avoir un impact important sur les populations et les dégâts qu'elles occasionnent (Wilson & Barclay, 2006; Dietz *et al.*, 2009). Une expérience simple consisterait à exposer deux lots de chenilles d'une espèce de ravageurs selon deux modalités avec ou sans ultrasons. Afin de mesurer l'impact de l'effet de la peur, il conviendrait alors de comparer les taux de survie et de croissance dans les deux lots de chenilles.

Les effets des ultrasons sur les hétérocères pourraient être mis à profit pour tester et évaluer les effets des chiroptères sur leurs proies à différents stades de leur cycle de développement.

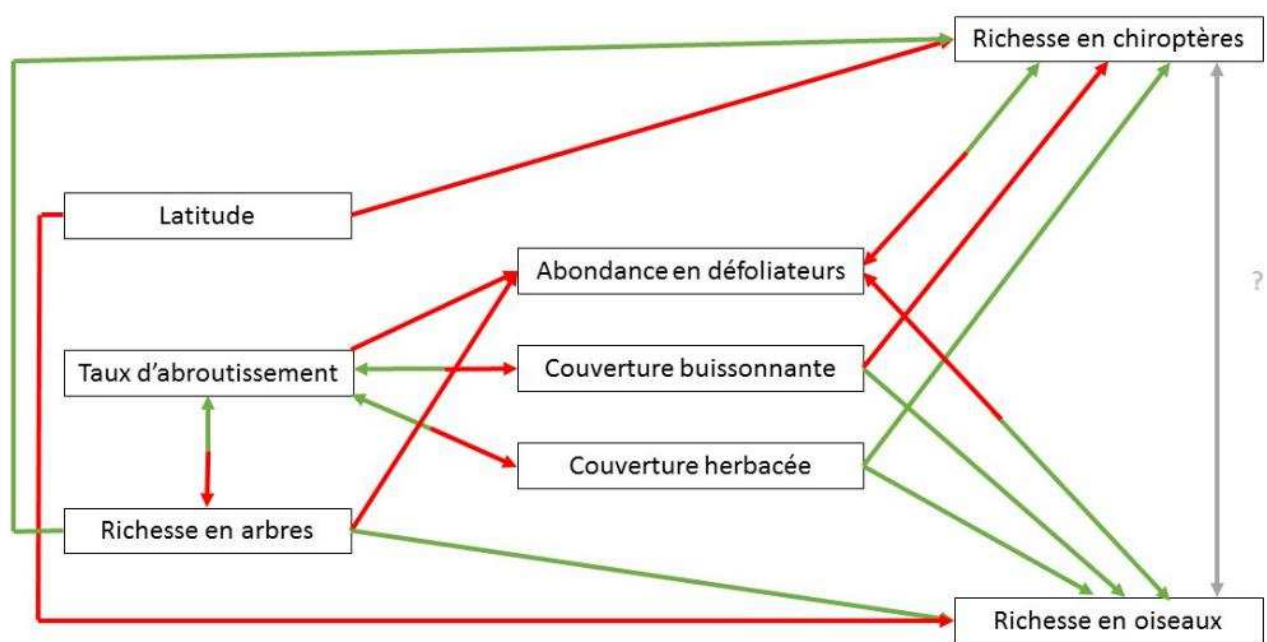


Figure 43 Schéma des interactions entre les différents compartiments qu'il conviendrait d'intégrer dans les SEMs

7.4.3 Interactions biotiques indirectes entre chiroptères et cervidés

L'augmentation de l'herbivorie par les cervidés entraîne des effets négatifs directs sur la structure et la composition des plantes et de façon indirecte sur les populations d'animaux par le biais de cascades trophiques (Nuttall *et al.*, 2011; Cardinal *et al.*, 2012; Chollet & Martin, 2013). En effet, l'abrutissement entraîne une ouverture du sous-bois et une homogénéisation de la diversité en plantes. De plus, les plantes les plus appétantes pour les grands herbivores étant les mêmes que pour les insectes, une augmentation de la densité de cervidés entraîne une diminution des ressources favorables aux insectes herbivores (Stewart, 2001; Nuttall *et al.*, 2011). La diminution de la diversité et de l'abondance des insectes entraîne par cascades trophiques un déclin des passereaux forestiers insectivores (Cardinal *et al.*, 2012; Chollet & Martin, 2013) et finalement conduit à une perte globale de biodiversité (Cardinal *et al.*, 2012).

L'appauvrissement de la structure et de la composition forestière liée aux surpopulations de cervidés entraîne le déclin de la biodiversité.

Etonnamment, aucune étude n'a encore analysé les conséquences de ces effets de changement de composition végétale et de structure des forêts liés aux cervidés sur l'activité et la richesse des chiroptères. Plusieurs prédictions seraient intéressantes à tester grâce au jeu de données du projet FundDivEurope dans lequel figurent des données d'abrutissement par les grands herbivores pour chaque parcelle. La première est que les chiroptères sont favorisés par les fortes densités de cervidés car ces derniers diminuent la densité de sous-bois et favorisent donc le déplacement et le comportement de chasse des chiroptères (*chapitres 3 et 5*). La seconde est que l'effet des grands herbivores n'est pas toujours positif pour les communautés de chiroptères, en raison d'une diminution de la ressource alimentaire par appauvrissement de la faune entomologique. Pour tester ces prédictions il serait intéressant d'utiliser une approche fonctionnelle, basée sur les traits d'histoire de vie des espèces de chiroptères, afin de vérifier la perte de diversité fonctionnelle avec l'homogénéisation du sous-bois. L'intérêt de cette approche est que la diversité fonctionnelle est connue pour être un indicateur des services écosystémiques (Clavel *et al.*, 2010; Griffin *et al.*, 2013; Barbaro *et al.*, 2014; *annexe 5*). Compte tenu des nombreux effets directs et indirects reliant les plantes, les insectivores, les cervidés, le climat et la diversité en arbre des parcelles, une approche par modèles d'équations structurelles (SEM) serait sans doute nécessaire.

La pression des grands mammifères herbivores sur les habitats forestiers pourrait avoir un impact positif sur les chiroptères et négatif sur les oiseaux.

7.4.4 Relations biotiques indirectes entre chiroptères et cervidés

L'augmentation de l'herbivorie par les cervidés entraîne des effets négatifs directs sur la structure et la composition des plantes et de façon indirecte sur les populations d'animaux par le biais de cascades trophiques (Nuttle *et al.*, 2011; Cardinal *et al.*, 2012; Chollet & Martin, 2013). En effet, l'abrutissement entraîne une ouverture du sous-bois et une homogénéisation de la diversité en plantes. De plus, les plantes les plus appétantes pour les grands herbivores étant les mêmes que pour les insectes, une augmentation de la densité de cervidés entraîne une diminution des ressources favorables aux insectes herbivores (Stewart, 2001; Nuttle *et al.*, 2011). La diminution de la diversité et de l'abondance des insectes entraîne par cascades trophiques une diminution des passereaux forestiers insectivores (Cardinal *et al.*, 2012; Chollet & Martin, 2013) et finalement conduit à une perte globale de biodiversité (Cardinal *et al.*, 2012).

L'appauvrissement de la structure et de la composition forestière liée aux surpopulations de cervidés entraîne le déclin de la biodiversité.

Etonnamment, aucune étude n'a encore analysé les conséquences de ces effets de changement de composition végétale et de structure des forêts liés aux cervidés sur l'activité et la richesse des chiroptères. Plusieurs prédictions seraient intéressantes à tester grâce au jeu de données du projet FundDivEurope dans lequel figurent des données d'abrutissement par les grands herbivores pour chaque parcelle. La première est que les chiroptères sont favorisés par les fortes densités de cervidés car ces derniers diminuent la densité de sous-bois et favorisent donc le déplacement et le comportement de chasse des chiroptères (*chapitres 3 et 5*). La seconde est que l'effet des grands herbivores n'est pas toujours positif pour les communautés de chiroptères, en raison d'une diminution de la ressource alimentaire par appauvrissement de la faune entomologique. Pour tester ces prédictions il serait intéressant d'utiliser une approche fonctionnelle, basée sur les traits d'histoire de vie des espèces de chiroptères, afin de vérifier la perte de diversité fonctionnelle avec l'homogénéisation du sous-bois. L'intérêt de cette approche est que la diversité fonctionnelle est connue pour être un indicateur des services écosystémiques (Clavel *et al.*, 2010; Griffin *et al.*, 2013; Barbaro *et al.*, 2014; *annexe 5*). Compte tenu des nombreux effets directs et indirects reliant les plantes, les insectivores, les cervidés, le climat et la diversité en arbre des parcelles, une approche par modèles d'équations structurelles (SEM) serait sans doute nécessaire.

La pression des grands mammifères herbivores sur les habitats forestiers pourrait avoir un impact positif sur les chiroptères et négatif sur les oiseaux.

7.5 Implications pour la gestion forestière

Les chiroptères jouent un rôle fonctionnel important dans les écosystèmes forestiers en augmentant les services écosystémiques de régulation (*chapitre 5*) et participent également à la valeur patrimoniale des forêts (*chapitre 6*). En Europe, la quasi-totalité des forêts étant anthropisées (FAO, 2010), quantifier l'impact de leur gestion sur les assemblages de chiroptères et identifier les structures clés, dont ils dépendent, sont donc des questions importantes pour les écologues forestiers. En modifiant profondément la structure et la composition des habitats, la gestion forestière est considérée comme une des sources importantes des changements de biodiversité en forêt (Deconchat, 1999, du Bus de Warnaffe & Dufrêne, 2004; Brockerhoff *et al.*, 2008; du Bus de Warnaffe & Deconchat, 2009). Plusieurs études montrent que les différentes pratiques d'exploitation forestière entraînent une diminution de l'activité des chiroptères par une diminution des ressources en proies ou en gîtes potentiels (Patriquin & Barclay, 2003; Peters *et al.*, 2006; Russo *et al.*, 2010; Mehr *et al.*, 2012).

La gestion forestière doit favoriser la diversité et l'abondance des communautés de chiroptères pour contribuer à maintenir le fonctionnement des écosystèmes forestiers.

Les impacts du changement climatique à la fois sur les forêts (Dale *et al.*, 2001), sur les chiroptères (Rebelo *et al.*, 2010; Sherwin *et al.*, 2013) et sur leurs proies (Battisti *et al.*, 2006; Haynes *et al.*, 2014; Nooten *et al.*, 2014) commencent à être documentés. La grande mobilité des chiroptères les rend sans doute moins sensibles aux changements climatiques que d'autres groupes taxonomiques, en leur offrant la possibilité de recoloniser rapidement de nouveaux espaces favorables (Rebelo *et al.*, 2010; Sherwin *et al.*, 2013). Cependant, les espèces arboricoles fortement associées aux forêts matures et aux vieux arbres (*chapitres 2 et 4*) pourraient être fortement impactées si le rythme des changements était trop rapide pour permettre le développement de forêts âgées dans les nouvelles zones climatiquement propices, plus au nord. Même si il est attendu que les aires de répartition du hêtre commun *Fagus sylvatica* et des chênes *Quercus* pp s'étendent au nord, il semble peu probable que les grandes zones de forêts feuillues matures, habitat le plus favorable aux communautés de chiroptères (*chapitres 3, 4 et 5*), se développent en Europe du nord d'ici la fin du siècle (McLachlan *et al.*, 2005). Ces changements climatiques risquent également de modifier la répartition et la dynamique des proies, ainsi que les relations prédateurs-proies (Dale *et al.*, 2001; Kunz & Fenton, 2005; Bretagnolle & Gillis, 2010; Rebelo *et al.*, 2010; Barbosa *et al.*, 2012).

Les moyens d'action à court terme, par la gestion forestière, sur les effets des modifications climatiques sur les communautés de chiroptères semblent relativement restreints.

Néanmoins, la gestion forestière peut avoir un impact important rapide sur la quantité et la qualité des habitats favorables aux chiroptères via la modification de leur structure et de la composition des peuplements forestiers (du Bus de Warnaffe & Dufrêne, 2004; Russo *et al.*, 2010). Les forêts gérées intensivement (pour la production de bois) présentent généralement une canopée plus fermée, moins d'arbres morts, et des arbres généralement plus petits et moins riches en microhabitats que les forêts non exploitées (Russo *et al.*, 2010). Ces différences

peuvent aider à expliquer la plus grande activité de chiroptères dans les forêts naturelles et matures (*chapitres 3, 4 et 5*) (Russo *et al.*, 2004). A l'inverse, certaines mesures de gestion mises en place dans des perspectives de conservation de la biodiversité peuvent avoir un effet négatif pour les chiroptères. Ainsi, le rétablissement de taillis ou de pâturage dans les forêts de feuillus semi-naturelles, pourraient être préjudiciables pour des espèces glaneuses comme par exemple l'oreillard roux *Plecotus auritus* (Murphy *et al.*, 2012).

La gestion forestière en modifiant la structure et la composition des peuplements modifie les ressources disponibles pour les espèces forestières.

Les zones de forêts exploitées peuvent cependant présenter un intérêt pour la conservation des chiroptères (*chapitre 4*). Leur caractère inhospitalier pour les espèces les plus exigeantes ne doit pas être considéré comme irréversible (Russo *et al.*, 2010; Arrizabalaga-Escudero *et al.*, 2014). L'utilisation des zones forestières intensivement gérées, comme territoires de chasse, peut se faire grâce aux effets tampon joués par les îlots de vieillissement ou les petites parcelles moins intensivement gérées. Les chiroptères peuvent répondre à leurs exigences en termes de gîte dans ces sites relictuels tout en continuant à chasser dans la matrice exploitée (*chapitre 4*). Ces fragments d'habitat isolés devraient donc bénéficier d'efforts de conservation, car ils sont à la fois des refuges mais aussi des sources pour de futures recolonisations. À plus grande échelle, le maintien de la diversité de structures forestière par l'application de plans d'exploitation ad hoc qui prolongent les rotations et la conversion des taillis en forêt mature permettrait d'améliorer la capacité d'accueil globale des espèces (Russo *et al.* 2010) et particulièrement celles à fort enjeux de conservation (*chapitre 5*).

La conservation d'îlots de forêts naturelles dans les paysages très anthropisés permet d'amoindrir l'impact de l'exploitation forestière intensive pour les espèces de chiroptères arboricoles.

Un des facteurs clés dans l'abondance et la diversité des chiroptères semble être la présence d'arbres feuillus aux différentes échelles spatiales (*chapitres 3, 4 et 5*). Même si des études complémentaires seront nécessaires pour identifier les mécanismes de sélection d'habitat par les chiroptères, la recommandation majeure en termes de gestion forestière serait donc de conserver et de développer la présence d'arbres feuillus aussi bien dans les parcelles que dans le paysage. Un autre atout majeur de ces feuillus est de permettre la prévention des importants dégâts, liés aux insectes ravageurs, dans des contextes de plantations de conifères sur de grandes surfaces (*annexe 4*). La richesse spécifique à l'échelle de la parcelle a également cette même double fonction : favoriser les chiroptères et diminuer les ravageurs (*chapitre 4*). Le bois mort, les densités d'arbres matures et déperissants et la structuration du sous-bois sont autant d'autres facteurs qui influencent fortement les communautés de chiroptères (*chapitres 3, 4 et 5*) et sur lesquels le gestionnaire peut agir par sa pratique de gestion en particulier s'il a un objectif de conservation de la biodiversité forestière. La diversité des essences forestières, la présence d'essences feuillues et d'arbres matures, la diversité et la quantité de bois mort, sont autant de facteurs favorables aux chiroptères qui peuvent l'être également pour de nombreux autres taxons tels que les oiseaux (*chapitre 3*), les hétérocères et les carabes (Summerville & Crist,

2002; du Bus de Warnaffe & Dufrêne, 2004; Barbaro *et al.*, 2007; Summerville, 2013), soulignant ainsi leur rôle potentiel de bioindicateurs écologiques.

Favoriser des boisements feuillus matures et diversifiés en essences, largement répandus et connectés dans le paysage est l'assurance d'accroître la richesse, la diversité et la valeur patrimoniale des communautés de chiroptères qui pourront pleinement jouer leur rôle fonctionnel de prédateurs.

Les stratégies de conservation des chiroptères requièrent encore un certain nombre d'études complémentaires sur les mécanismes de sélection d'habitat, à différentes échelles spatiales et temporelles. Actuellement, les habitats forestiers changent rapidement sous l'influence des conséquences du changement climatique (Dale *et al.*, 2001), des interactions biotiques, comme les surpopulations de cervidés ou les pullulations de ravageurs (Müller *et al.*, 2008; Nuttle *et al.*, 2011; Mehr *et al.*, 2012) et de l'aménagement du territoire (Foley *et al.*, 2005). Le défi des années futures sera la prise en compte de cette dynamique, par la constitution de jeux de données à long terme sur les chiroptères, et la mise en place d'approches expérimentales innovantes, comme celle utilisée avec les phéromones, pour élaborer des stratégies de gestion forestière durable.

8 Références bibliographiques

- Abrams, P.A. & Ginzburg, L.R. (2000) The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 337–341.
- Acharya, L. & McNeil, J.N. (1998) Predation risk and mating behavior: the responses of moths to bat-like ultrasound. *Behavioral Ecology*, **9**, 552–558.
- Adams, A.M., Jantzen, M.K., Hamilton, R.M. & Fenton, M.B. (2012) Do you hear what I hear? Implications of detector selection for acoustic monitoring of bats. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 992–998.
- Adams, M.D., Law, B.S. & French, K.O. (2009) Vegetation structure influences the vertical stratification of open- and edge-space aerial-foraging bats in harvested forests. *Forest Ecology and Management*, **258**, 2090–2100.
- Adams, R.A. & Pedersen, S.C. (2013) *Bat evolution, ecology, and conservation*, Springer, New York.
- Adams, R.A. (2010) Bat reproduction declines when conditions mimic climate change projections for western North America. *Ecology*, **91**, 2437–2445.
- Agosta, S.J., Morton, D. & Kuhn, K.M. (2003) Feeding ecology of the bat *Eptesicus fuscus*: “preferred” prey abundance as one factor influencing prey selection and diet breadth. *Journal of Zoology*, **260**, 169–177.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. (1994) Habitat Fragmentation, Native Insect Pollinators, and Feral Honey Bees in Argentine “Chaco Serrano.” *Ecological Applications*, **4**, 378–392.
- Akasaka, T., Akasaka, M. & Yanagawa, H. (2010) Relative importance of the environmental factors at site and landscape scales for bats along the riparian zone. *Landscape and Ecological Engineering*, **6**, 247–255.
- Akasaka, T., Nakano, D. & Nakamura, F. (2009) Influence of prey variables, food supply, and river restoration on the foraging activity of Daubenton’s bat (*Myotis daubentonii*) in the Shibetsu River, a large lowland river in Japan. *Biological Conservation*, **142**, 1302–1310.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. & others (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660–684.
- Anderson, M.J. & Cribble, N.A. (1998) Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. *Australian Journal of Ecology*, **23**, 158–167.
- Anderson, M.J. & Willis, T.J. (2003) Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, **84**, 511–525.
- Andreas, M., Reiter, A. & Benda, P. (2011) Prey Selection and Seasonal Diet Changes in the Western Barbastelle Bat (*Barbastella barbastellus*). *Acta Chiropterologica*, **14**, 81–92.
- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954) *The distribution and abundance of animals*.
- Arrizabalaga-Escudero, A., Napal, M., Aihartza, J., Garin, I., Alberdi, A. & Salsamendi, E. (2014) Can pinewoods provide habitat for a deciduous forest specialist? A two-scale approach to the habitat selection of Bechstein’s bat. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **79**, 117–122.
- Arthur, L. & Lemaire, M. (2009) *Les chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse, Biotope* ; Museum national d’Histoire Naturelle, Mèze; Paris.

- Ashrafi, S., Beck, A., Rutishauser, M., Arlettaz, R. & Bontadina, F. (2011) Trophic niche partitioning of cryptic species of long-eared bats in Switzerland: implications for conservation. *European Journal of Wildlife Research*, **57**, 843–849.
- Ashrafi, S., Rutishauser, M., Ecker, K., Obrist, M.K., Arlettaz, R. & Bontadina, F. (2013) Habitat selection of three cryptic *Plecotus* bat species in the European Alps reveals contrasting implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 2751–2766.

- B**acaro, G., Rocchini, D., Bonini, I., Marignani, M., Maccherini, S. & Chiarucci, A. (2008) The role of regional and local scale predictors for plant species richness in Mediterranean forests. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, **142**, 630–642.
- Baeten, L., Verheyen, K., Wirth, C., Bruelheide, H., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Selvi, F., Valladares, F., Allan, E., Ampoorter, E., Auge, H., Avăcăriei, D., Barbaro, L., Bărnaoiea, I., Bastias, C.C., Bauhus, J., Beinhoff, C., Benavides, R., Benneter, A., Berger, S., Berthold, F., Boberg, J., Bonal, D., Brüggemann, W., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Češko, E., Coomes, D., Coppi, A., Dalmaris, E., Dănilă, G., Dawud, S.M., de Vries, W., De Wandeler, H., Deconchat, M., Domisch, T., Duduman, G., Fischer, M., Fotelli, M., Gessler, A., Gimeno, T.E., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hantsch, L., Hättenschwiler, S., Hector, A., Hermy, M., Holland, V., Jactel, H., Joly, F.-X., Jucker, T., Kolb, S., Koricheva, J., Lexer, M.J., Liebergesell, M., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Nichiforel, L., Pollastrini, M., Proulx, R., Rabasa, S., Radoglou, K., Ratcliffe, S., Raulund-Rasmussen, K., Seiferling, I., Stenlid, J., Vesterdal, L., von Wilpert, K., Zavala, M.A., Zielinski, D. & Scherer-Lorenzen, M. (2013) A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **15**, 281–291.
- Balvanera, P., Siddique, I., Dee, L., Paquette, A., Isbell, F., Gonzalez, A., Byrnes, J., O'Connor, M.I., Hungate, B.A. & Griffin, J.N. (2014) Linking Biodiversity and Ecosystem Services: Current Uncertainties and the Necessary Next Steps. *BioScience*, **64**, 49–57.
- Barataud, M. & Tupinier, Y. (2012) Écologie acoustique des chiroptères d'Europe identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse, Biotope ; Muséum national d'histoire naturelle, Mèze; Paris.
- Barbaro, L. & Battisti, A. (2011) Birds as predators of the pine processionary moth (*Lepidoptera: Notodontidae*). *Biological Control*, **56**, 107–114.
- Barbaro, L. & van Halder, I. (2009) Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography*, **32**, 321–333.
- Barbaro, L., Couzi, L., Bretagnolle, V., Nezan, J. & Vetillard, F. (2008) Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 1073–1087.
- Barbaro, L., Dulaurent, A.-M., Payet, K., Blache, S., Vetillard, F. & Battisti, A. (2013) Winter bird numerical responses to a key defoliator in mountain pine forests. *Forest Ecology and Management*, **296**, 90–97.

- Barbaro, L., Giffard, B., Charbonnier, Y., van Halder, I. & Brockerhoff, E.G. (2014) Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Diversity and Distributions*, **20**, 149–159.
- Barbaro, L., Pontcharraud, L., Vetillard, F., Guyon, D. & Jactel, H. (2005) Comparative responses of bird, carabid, and spider assemblages to stand and landscape diversity in maritime pine plantation forests. *Ecoscience*, **12**, 110–121.
- Barbaro, L., Rossi, J.-P., Vetillard, F., Nezan, J. & Jactel, H. (2007) The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *Journal of Biogeography*, **34**, 652–664.
- Barber, J.R. & Kawahara, A.Y. (2013) Hawkmoths produce anti-bat ultrasound. *Biology Letters*, **9**, 20130161–20130161.
- Barbosa, P., Letourneau, D. & Agrawal, A. (2012) *Insect Outbreaks Revisited*, John Wiley & Sons.
- Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature*, **411**, 183–186.
- Barbraud, C., Rivalan, P., Inchausti, P., Nevoux, M., Rolland, V. & Weimerskirch, H. (2011) Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 89–100.
- Barclay, R.M.R. (1999) Bats Are Not Birds: A Cautionary Note on Using Echolocation Calls to Identify Bats: A Comment. *Journal of Mammalogy*, **80**, 290–296.
- Barlow, K.E. & Jones, G. (1997) Function of pipistrelle social calls: field data and a playback experiment. *Animal Behaviour*, **53**, 991–999.
- Barnagaud, J.-Y., Barbaro, L., Hampe, A., Jiguet, F. & Archaux, F. (2013) Species' thermal preferences affect forest bird communities along landscape and local scale habitat gradients. *Ecography*, **36**, 1218–1226.
- Barnagaud, J.-Y., Barbaro, L., Papaïx, J., Deconchat, M. & Brockerhoff, E.G. (2013) Habitat filtering by landscape and local forest composition in native and exotic New Zealand birds. *Ecology*, **95**, 78–87.
- Barton, K. (2013) Package “MuMIn”. Model selection and model averaging based on information criteria (AICc and alike).
- Barwell, L.J., Azale, S., Kunin, W.E. & Isaac, N.J.B. (2014) Can coarse-grain patterns in insect atlas data predict local occupancy? *Diversity and Distributions*, **20**, 895–907.
- Bas, E. & Bas, E. (2011) Chiroptères et naturalité des peuplements forestiers,.
- Bates, D., Maechler, M. & Bolker, B. (2012) Linear mixed model implementation in lme4.
- Bates, M.E., Simmons, J.A. & Zorikov, T.V. (2011) Bats Use Echo Harmonic Structure to Distinguish Their Targets from Background Clutter. *Science*, **333**, 627–630.
- Battisti, A. (1989) Field studies on the behaviour of two egg parasitoids of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*. *Entomophaga*, **34**, 29–38.
- Battisti, A., Stastny, M., Buffo, E. & Larsson, S. (2006) A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology*, **12**, 662–671.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A. & Larsson, S. (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, **15**, 2084–2096.

- Becker, N.I. & Encarnação, J.A. (2012) Cost-effectiveness of habitat-suitability maps using low-detailed data for elusive bat species. *European Journal of Wildlife Research*, **58**, 945–953.
- Bellamy, C., Scott, C. & Altringham, J. (2013) Multiscale, presence-only habitat suitability models: fine-resolution maps for eight bat species. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 892–901.
- Bibby, C., Burgess, N., Hill, D. & Mustoe, S. (2000) {Bird Census Techniques, Second Edition}, Academic Press, London.
- Bloss, J. (1999) Olfaction and the use of chemical signals in bats. *Acta chiropterologica*, **1**, 31–45.
- Böhm, S.M., Wells, K. & Kalko, E.K.V. (2011) Top-Down Control of Herbivory by Birds and Bats in the Canopy of Temperate Broad-Leaved Oaks (*Quercus robur*). *PLoS ONE*, **6**, e17857.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.-S.S. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 127–135.
- Bontadina, F., Schofield, H. & Naef-Daenzer, B. (2002) Radio-tracking reveals that lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*) forage in woodland. *Journal of Zoology*, **258**, 281–290.
- Bouget, C. & Duelli, P. (2004) The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation*, **118**, 281–299.
- Bouget, C., Larrieu, L., Nusillard, B. & Parmain, G. (2013) In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 2111–2130.
- Boughey, K.L., Lake, I.R., Haysom, K.A. & Dolman, P.M. (2011) Effects of landscape-scale broadleaved woodland configuration and extent on roost location for six bat species across the UK. *Biological Conservation*, **144**, 2300–2310.
- Bradbury, R.B., Hill, R.A., Mason, D.C., Hinsley, S.A., Wilson, J.D., Balzter, H., Anderson, G.Q.A., Whittingham, M.J., Davenport, I.J. & Bellamy, P.E. (2005) Modelling relationships between birds and vegetation structure using airborne LiDAR data: a review with case studies from agricultural and woodland environments. *Ibis*, **147**, 443–452.
- Bretagnolle, V. & Gillis, H. (2010) Predator-prey interactions and climate change. *Effects of Climate Change on Birds*, pp. 227–247. Oxford University Press.
- Brin, A., Brustel, H. & Jactel, H. (2009) Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Annals of Forest Science*, **66**, 306–306.
- Brockerhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Quine, C.P. & Sayer, J. (2008) Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, **17**, 925–951.
- Brotons, L., Thuiller, W., Araújo, M.B. & Hirzel, A.H. (2004) Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, **27**, 437–448.
- Brown, J.H. (2001) Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 101–109.
- Brunel-Pons, O., Alem, S. & Greenfield, M.D. (2011) The complex auditory scene at leks: balancing antipredator behaviour and competitive signalling in an acoustic moth. *Animal Behaviour*, **81**, 231–239.

- Buckley, L.B., Hurlbert, A.H. & Jetz, W. (2012) Broad-scale ecological implications of ectothermy and endothermy in changing environments. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 873–885.
- Buckner, C.H. (1966) The Role of Vertebrate Predators in the Biological Control of Forest Insects. *Annual Review of Entomology*, **11**, 449–470.
- Burel, F. & Baudry, J. (1999) *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*, Technique & Documentation, Paris.
- Burfield, I., Bommel, F. van, Gallo-Orsi, U., Nagy, S., Orhun, C., Pople, R.G., Zoest, R. van, Callaghan, D. & BirdLife International (2004) *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*, BirdLife International, Cambridge.
- Burnham, K.P. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd ed. Springer, New York.

- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T., Weathers, K.C. & Jones, C.G. (2003) A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience*, **53**, 750–758.
- Cardinal, E., Martin, J.-L. & Côté, S.D. (2012) Large Herbivore Effects on Songbirds in Boreal Forests: Lessons from Deer Introduction on Anticosti Island. *Ecoscience*, **19**, 38–47.
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M.I. & Gonzalez, A. (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American journal of botany*, **98**, 572–592.
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M. & Jouseau, C. (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, **443**, 989–992.
- Castagneyrol, B. & Jactel, H. (2012) Unraveling plant–animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology*, **93**, 2115–2124.
- Castagneyrol, B. & Jactel, H. (2012) Unraveling plant–animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology*, **93**, 2115–2124.
- Castagneyrol, B., Jactel, H., Charbonnier, Y., Barbaro, L. & Dulaurent-Mercadal, A.-M. (2014) Egg mortality in the pine processionary moth: habitat diversity, microclimate and predation effects. *Agricultural and Forest Entomology*, **16**, 284–292.
- Charbonnier, Y., Barbaro, L., Theillout, A. & Jactel, H. (2014) Numerical and Functional Responses of Forest Bats to a Major Insect Pest in Pine Plantations. *PLoS ONE*, **9**, e109488.
- Charvolin, F., Mathevet, R. & Vimal, R. (2011) *La Trame verte et bleue et son public*. Quaderni, **76**, 67–78.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*, University of Chicago Press.
- Chepesiuk, R. (2009) Missing the dark: health effects of light pollution. *Environmental Health Perspectives*, **117**, A20–A27.
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 343–366.
- Chollet, S. & Martin, J.-L. (2013) Declining woodland birds in North America: should we blame Bambi? *Diversity and Distributions*, **19**, 481–483.

- Ciechanowski, M. (2005) Utilization of artificial shelters by bats (*Chiroptera*) in three different types of forest. *Folia Zoologica*, **54**, 31–37.
- Ciechanowski, M., Zając, T., Biłas, A. & Dunajski, R. (2007) Spatiotemporal variation in activity of bat species differing in hunting tactics: effects of weather, moonlight, food abundance, and structural clutter. *Canadian Journal of Zoology*, **85**, 1249–1263.
- Clarke, A. & Gaston, K.J. (2006) Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 2257–2266.
- Clavel, J., Julliard, R. & Devictor, V. (2010) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**, 222–228.
- Clement, M.J., Murray, K.L., Solick, D.I. & Gruver, J.C. (2014) The effect of call libraries and acoustic filters on the identification of bat echolocation. *Ecology and Evolution*, *in press*.
- Cockle, K.L., Martin, K. & Wesołowski, T. (2011) Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**, 377–382.
- Cortés-Delgado, N. & Pérez-Torres, J. (2011) Habitat edge context and the distribution of *phyllostomid* bats in the Andean forest and anthropogenic matrix in the Central Andes of Colombia. *Biodiversity and Conservation*, **20**, 987–999.
- Cramp, S. (1994) *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press, Oxford.
- Crampton, L. & Barclay, R. (1998) Selection of roosting and foraging habitat by bats in different-aged aspen mixedwood stands. *Conservation Biology*, **12**, 1347–1358.
- Creel, S. & Christianson, D. (2008) Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 194–201.
- Crichton, E.G. & Krutzsch, P.H. (2000) *Reproductive Biology of Bats*, Academic Press.
- Crome, F.H.J. & Richards, G.C. (1988) Bats and gaps: microchiropteran community structure in a Queensland rain forest. *Ecology*, 1960–1969.
- Cunto, G.C. & Bernard, E. (2012) Neotropical Bats as Indicators of Environmental Disturbance: What is the Emerging Message? *Acta Chiropterologica*, **14**, 143–151.
- Currie, D.J. (1991) Energy and large-scale patterns of animal-and plant-species richness. *American Naturalist*, 27–49.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guégan, J.-F., Hawkins, B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T., O'Brien, E. & Turner, J.R.G. (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, **7**, 1121–1134.

Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C., Lugo, A.E., Peterson, C.J., Simberloff, D., Swanson, F.J., Stocks, B.J. & Wotton, B.M. (2001) Climate Change and Forest Disturbances Climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *BioScience*, **51**, 723–734.

Darlington, P.J. (1957) *Zoogeography*, John Wiley: New York.

- Dawo, B., Kalko, E.K.V. & Dietz, M. (2013) Spatial Organization Reflects the Social Organization in Bechstein's Bats. *Annales Zoologici Fennici*, **50**, 356–370.
- de Bus deWarnaffe, G. du B. de & Deconchat, M. (2009) Impact of four silvicultural systems on birds in the Belgian Ardenne: implications for biodiversity in plantation forests. *Plantation Forests and Biodiversity: Oxymoron or Opportunity? Topics in Biodiversity and Conservation*. (ed. by E.G. Brockerhoff, H. Jactel, J.A. Parrotta, C.P. Quine, J. Sayer, and D.L. Hawksworth), pp. 117–131. Springer Netherlands.
- de Bus deWarnaffe, G. du B. de & Dufrêne, M. (2004) To what extent can management variables explain species assemblages? A study of carabid beetles in forests. *Ecography*, **27**, 701–714.
- Deconchat, M. (1999) Exploitation forestière et biodiversité. Exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne. Manuscrit de thèse.
- De Groot, R.S., Alkemade, R., Braat, L., Hein, L. & Willemen, L. (2010) Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity*, **7**, 260–272.
- De la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Palmas-Pérez, S., Rivas-Alonso, E. & Howe, H.F. (2014) Roles of Birds and Bats in Early Tropical-Forest Restoration. *PLoS ONE*, **9**, e104656.
- De Sassi, C. & Tylianakis, J.M. (2012) Climate change disproportionately increases herbivore over plant or parasitoid biomass. *PLoS ONE*, **7**, e40557.
- Dehling, D.M., Fritz, S.A., Töpfer, T., Päckert, M., Estler, P., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2014) Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes. *Ecography*, in press.
- Démolin, G. (1969) Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa*: dispersion spatiale, importance écologique. *Annales des Sciences Forestières*, **26**, 81–102.
- Dempster, J.P. (1983) The Natural Control of Populations of Butterflies and Moths. *Biological Reviews*, **58**, 461–481.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S. & Mouquet, N. (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 15–25.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D. & Jiguet, F. (2008) Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, 2743–2748.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W. & Mouquet, N. (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, **13**, 1030–1040.
- Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, Å., Reif, J., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Van Strien, A., Van Turnhout, C., Vermouzek, Z., WallisDeVries, M., Wynhoff, I. & Jiguet, F. (2012) Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change*, **2**, 121–124.
- Dietz, C., Nill, D. & Helversen, O. von (2009) *Bats of Britain, Europe and Northwest Africa*, A & C Black, London.
- Dietz, M. & Pir, J.B. (2009) Distribution and habitat selection of *Myotis bechsteinii* in Luxembourg: implications for forest management and conservation. *Folia Zoologica*, **58**, 327–340.

- Dietz, M., Pir, J.B. & Hillen, J. (2013) Does the survival of greater horseshoe bats and Geoffroy's bats in Western Europe depend on traditional cultural landscapes? *Biodiversity and Conservation*, **22**, 3007–3025.
- Dodd, L.E., Chapman, E.G., Harwood, J.D., Lacki, M.J. & Rieseke, L.K. (2012a) Identification of prey of *Myotis septentrionalis* using DNA-based techniques. *Journal of Mammalogy*, **93**, 1119–1128.
- Dodd, L.E., Lacki, M.J. & Rieseke, L.K. (2008) Variation in moth occurrence and implications for foraging habitat of Ozark big-eared bats. *Forest Ecology and Management*, **255**, 3866–3872.
- Dodd, L.E., Lacki, M.J., Britzke, E.R., Buehler, D.A., Keyser, P.D., Larkin, J.L., Rodewald, A.D., Wigley, T.B., Wood, P.B. & Rieseke, L.K. (2012b) Forest structure affects trophic linkages: How silvicultural disturbance impacts bats and their insect prey. *Forest Ecology and Management*, **267**, 262–270.
- Dolédec, S., Chessel, D. & Gimaret-Carpentier, C. (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, **81**, 2914–2927.
- Duchamp, J.E. & Swihart, R.K. (2008) Shifts in bat community structure related to evolved traits and features of human-altered landscapes. *Landscape Ecology*, **23**, 849–860.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**, 345–366.
- Dufrêne, M. (2004) Réseau écologique et structure écologique principale: concepts - structure - stratégie d'élaboration.
- Dulaurent, A.-M., Porté, A.J., van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P. & Jactel, H. (2011) A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *Forest Ecology and Management*, **261**, 1069–1076.
- Dulaurent, A.-M., Porté, A.J., van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P. & Jactel, H. (2012) Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology*, **14**, 19–27.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J. & Pulliam, H.R. (1992) Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, **65**, 169–175.

- Entwistle, A., Racey, P. & Speakman, J. (1996) Habitat exploitation by a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **351**, 921–931.
- Erickson, J.L. & West, S.D. (2003) Associations of bats with local structure and landscape features of forested stands in western Oregon and Washington. *Biological Conservation*, **109**, 95–102.
- Estades, C.F. & Temple, S.A. (1999) Deciduous-Forest Bird Communities in a Fragmented Landscape Dominated by Exotic Pine Plantations. *Ecological Applications*, **9**, 573–585.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. (2002) Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation*, **103**, 237–245.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. & Meritt, D. (1993) Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, **16**, 309–318.

- Estrada-Villegas, S., McGill, B.J. & Kalko, E.K.V. (2011) Climate, habitat, and species interactions at different scales determine the structure of a Neotropical bat community. *Ecology*, **93**, 1183–1193.
- Estrada-Villegas, S., Meyer, C.F.J. & Kalko, E.K.V. (2010) Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biological Conservation*, **143**, 597–608.
- Ethier, K. & Fahrig, L. (2011) Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. *Landscape Ecology*, **26**, 865–876.
- Evans, K.L., Warren, P.H. & Gaston, K.J. (2005) Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews*, **80**, 1–25.

- Fagrell, B., Jörneskog, G., Salomonsson, A.-C., Larsson, S. & Holm, G. (2008) Skin reactions induced by experimental exposure to setae from larvae of the northern pine processionary moth (*Thaumetopoea pinivora*). *Contact Dermatitis*, **59**, 290–295.
- Fahr, J. & Kalko, E.K.V. (2011) Biome transitions as centres of diversity: habitat heterogeneity and diversity patterns of West African bat assemblages across spatial scales. *Ecography*, **34**, 177–195.
- Fahrig, L. (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 487–515.
- Fahrig, L. (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, **40**, 1649–1663.
- FAO (2010) Global Forest Resources Assessment 2010,.
- Fellows, I. (2012) Package “Deducer.”
- Fenton, M.B. (1990) The foraging behavior and ecology of animal-eating bats. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **68**, 411–422.
- Fenton, M.B. (2011) The world through a bat’s ear. *Science*, **333**, 528–529.
- Ferger, S.W., Schleuning, M., Hemp, A., Howell, K.M. & Böhning-Gaese, K. (2014) Food resources and vegetation structure mediate climatic effects on species richness of birds. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 541–549.
- Fichefet, V., Branquart, E., Claessens, H., Delescaille, L.-M., Dufrêne, M., Graitson, E., Paquet, J.-Y. & Wibail, L. (2011) Milieux ouverts forestiers, lisières forestières et biodiversité: de la théorie à la pratique. Département de l’étude du milieu naturel et agricole, 182p.
- Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H.V., Currie, D.J., Diniz-Filho, J.A.F., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O’Brien, E.M. & Turner, J.R.G. (2009) Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography*, **36**, 132–147.
- Fleischmann, D. & Kerth, G. (2014) Roosting behavior and group decision making in 2 syntopic bat species with fission–fusion societies. *Behavioral Ecology*, **25**, 1240–1247.
- Fletcher, R.J. & Hutto, R.L. (2008) Partitioning the multi-scale effects of human activity on the occurrence of riparian forest birds. *Landscape Ecology*, **23**, 727–739.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik,

- C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N. & Snyder, P.K. (2005) Global Consequences of Land Use. *Science*, **309**, 570–574.
- Ford, W.M., Menzel, M.A., Rodrigue, J.L., Menzel, J.M. & Johnson, J.B. (2005) Relating bat species presence to simple habitat measures in a central Appalachian forest. *Biological Conservation*, **126**, 528–539.
- Forman, R.T., Galli, A.E. & Leck, C.F. (1976) Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some land use implications. *Oecologia*, **26**, 1–8.
- Fossette, S., Gleiss, A.C., Casey, J.P., Lewis, A.R. & Hays, G.C. (2012) Does prey size matter? Novel observations of feeding in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) allow a test of predator–prey size relationships. *Biology Letters*, **8**, 351–354.
- Fretwell, S.D. & Calver, J.S. (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta biotheoretica*, **19**, 37–44.
- Frey-Ehrenbold, A., Bontadina, F., Arlettaz, R. & Obrist, M.K. (2013) Landscape connectivity, habitat structure and activity of bat guilds in farmland-dominated matrices. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 252–261.
- Frick, W.F., Hayes, J.P. & Heady III, P.A. (2008) Island biogeography of bats in Baja California, Mexico: patterns of bat species richness in a near-shore archipelago. *Journal of Biogeography*, **35**, 353–364.
- Frick, W.F., Price, R.D., Heady, P.A. & Kay, K.M. (2013) Insectivorous Bat Pollinates Columnar Cactus More Effectively per Visit than Specialized Nectar Bat. *The American Naturalist*, **181**, 137–144.
- Fuentes-Montemayor, E., Goulson, D., Cavin, L., Wallace, J.M. & Park, K.J. (2012) Factors influencing moth assemblages in woodland fragments on farmland: Implications for woodland management and creation schemes. *Biological Conservation*, **153**, 265–275.
- Fuentes-Montemayor, E., Goulson, D., Cavin, L., Wallace, J.M. & Park, K.J. (2013) Fragmented woodlands in agricultural landscapes: The influence of woodland character and landscape context on bats and their insect prey. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **172**, 6–15.
- Fukui, D., Murakami, M., Nakano, S. & Aoi, T. (2006) Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1252–1258.

Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–227.

- Gehrt, S. & Chelsvig, J. (2003) Bat activity in an urban landscape: Patterns at the landscape and microhabitat scale. *Ecological Applications*, **13**, 939–950.
- Gibb, H., Pettersson, R.B., Hjältén, J., Hilszczański, J., Ball, J.P., Johansson, T., Atlegrim, O. & Danell, K. (2006) Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biological Conservation*, **129**, 437–450.
- Gillingham, P.K., Palmer, S.C.F., Huntley, B., Kunin, W.E., Chipperfield, J.D. & Thomas, C.D. (2012) The relative importance of climate and habitat in determining the distributions of species at different spatial scales: a case study with ground beetles in Great Britain. *Ecography*, **35**, 831–838.

- Gil-Tena, A., Saura, S. & Brotons, L. (2007) Effects of forest composition and structure on bird species richness in a Mediterranean context: Implications for forest ecosystem management. *Forest Ecology and Management*, **242**, 470–476.
- Glen, D.M. (2004) Birds as predators of lepidopterous larvae. Insect and bird interactions, Intercept, Andover, Hampshire, UK.
- Goetz, S.J., Sun, M., Zolkos, S., Hansen, A. & Dubayah, R. (2014) The relative importance of climate and vegetation properties on patterns of North American breeding bird species richness. *Environmental Research Letters*, **9**, 034013.
- Goiti, U., Aihartza, J., Guiu, M., Salsamendi, E., Almenar, D., Napal, M. & Garin, I. (2011) Geoffroy's bat, *Myotis emarginatus*, preys preferentially on spiders in multi-stratified dense habitats: a study of foraging bats in the Mediterranean. *Folia Zoologica*, **60**, 17–24.
- Gonsalves, L., Law, B., Webb, C. & Monamy, V. (2013) Foraging Ranges of Insectivorous Bats Shift Relative to Changes in Mosquito Abundance. *PLoS ONE*, **8**, e64081.
- Gonzales Cano, J.M. (1981) Predacion de procesionaria del pino por vertebrados en la zona de Mora de Rubielos (Teruel). *Boletin de la Estacion Central de Ecologia*, 53–57.
- Gorresen, P., Willig, M. & Strauss, R. (2005) Multivariate analysis of scale-dependent associations between bats and landscape structure. *Ecological Applications*, **15**, 2126–2136.
- Gorresen, P.M. & Willig, M.R. (2004) Landscape responses of bats to habitat fragmentation in atlantic forest of Paraguay. *Journal of mammalogy*, **85**, 688–697.
- Goss-Custard, J.D. (1970) The responses of redshank (*Tringa totanus*) to spatial variations in the density of their prey. *Journal of Animal Ecology*, **39**, 91–113.
- Graham, G.L. (1983) Changes in Bat Species Diversity along an Elevational Gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy*, **64**, 559–571.
- Griffin, J.N., Byrnes, J.E.K. & Cardinale, B.J. (2013) Effects of predator richness on prey suppression: a meta-analysis. *Ecology*, **94**, 2180–2187.
- Grindal, S. & Brigham, M. (1998) Short-Term Effects of Small-Scale Habitat Disturbance on Activity by Insectivorous Bats. *The Journal of Wildlife Management*, **62**, 996–1003.
- Grindal, Scott D. & Brigham, R.M. (1999) Impacts of forest harvesting on habitat use by foraging insectivorous bats at different spatial scales. *Ecoscience*.
- Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J. & Jamieson, I.G. (2011) Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**, 699–711.

- H**addad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J.M.H. & Tilman, D. (2009) Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters*, **12**, 1029–1039.
- Hagen, E.M. & Sabo, J.L. (2012) Influence of river drying and insect availability on bat activity along the San Pedro River, Arizona (USA). *Journal of Arid Environments*, **84**, 1–8.
- Hanewinkel, M., Cullmann, D.A., Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J. & Zimmermann, N.E. (2013) Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change*, **3**, 203–207.
- Hanski, I. & Ovaskainen, O. (2000) The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, **404**, 755–758.

- Hanski, I., Hansson, L. & Henttonen, H. (1991) Specialist Predators, Generalist Predators, and the Microtine Rodent Cycle. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 353–367.
- Hanski, I., Pakkala, T., Kuussaari, M. & Lei, G. (1995) Metapopulation Persistence of an Endangered Butterfly in a Fragmented Landscape. *Oikos*, **72**, 21–28.
- Hansson, L. (1992) Landscape ecology of boreal forests. *Trends in Ecology & Evolution*, **7**, 299–302.
- Hansson, L. (2000) Indicators of biodiversity: recent approaches and some general suggestions, EU FAIR.
- Haquart, A. (2013) Référentiel d'activité des chiroptères.
- Hargis, C.D., Bissonette, J.A. & Turner, D.L. (1999) The influence of forest fragmentation and landscape pattern on American martens. *Journal of Applied Ecology*, **36**, 157–172.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brosnoks, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S. & Esseen, P.-A. (2005) Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. *Conservation Biology*, **19**, 768–782.
- Harvey, C.A. & Gonzalez Villalobos, J.A. (2007) Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation*, **16**, 2257–2292.
- Hawkins, B.A., Porter, E.E. & Felizola Diniz-Filho, J.A. (2003) Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology*, **84**, 1608–1623.
- Hayes, J. (1997) Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. *Journal of Mammalogy*, **78**, 514–524.
- Haynes, K.J., Allstadt, A.J. & Klimetzek, D. (2014) Forest defoliator outbreaks under climate change: effects on the frequency and severity of outbreaks of five pine insect pests. *Global change biology*, **20**, 2004–2018.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Virkkala, R. & Rainio, K. (2004) Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural–forest mosaic. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 824–835.
- Henry, M., Thomas, D.W., Vaudry, R. & Carrier, M. (2002) Foraging distances and home range of pregnant and lactating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy*, **83**, 767–774.
- Herrera, J.M. & García, D. (2010) Effects of Forest Fragmentation on Seed Dispersal and Seedling Establishment in Ornithochorous Trees. *Conservation Biology*, **24**, 1089–1098.
- Hillebrand, H. & Matthiessen, B. (2009) Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology letters*, **12**, 1405–1419.
- Hillen, J., Kiefer, A. & Veith, M. (2009) Foraging site fidelity shapes the spatial organisation of a population of female western barbastelle bats. *Biological Conservation*, **142**, 817–823.
- Hódar, J.A., Zamora, R. & Cayuela, L. (2012) Climate change and the incidence of a forest pest in Mediterranean ecosystems: can the North Atlantic Oscillation be used as a predictor? *Climatic Change*, **113**, 699–711.
- Hohti, P., Cel'uch, M., Danko, Š. & Kaňuch, P. (2011) Constraints in the roost-site selection of the tree-dwelling Bechstein's bat (*Myotis Bechsteinii*). *Hystrix*, **22**, 149–157.
- Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L. & O'Connor, M.I. (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, **486**, 105–108.

- Hooper, D.U., Chapin Iii, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M. & Naeem, S. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, **75**, 3–35.
- Humphrey, J.W., Davey, S., Peace, A.J., Ferris, R. & Harding, K. (2002) Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation*, **107**, 165–180.
- Hurlbert, A.H. & Stegen, J.C. (2014) When should species richness be energy limited, and how would we know? *Ecology Letters*, **17**, 401–413.
- Hurlbert, A.H. (2004) Species–energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters*, **7**, 714–720.
- Hurlbert, S.H. (1978) The Measurement of Niche Overlap and Some Relatives. *Ecology*, **59**, 67–77.
- Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American naturalist*, 145–159.
- J**acquet, J.-S., Orazio, C. & Jactel, H. (2012) Defoliation by processionary moth significantly reduces tree growth: a quantitative review. *Annals of Forest Science*, **69**, 857–866.
- Jactel, H., Menassieu, P., Vétillard, F., Barthélémy, B., Piou, D., Frérot, B., Rousselet, J., Goussard, F., Branco, M. & Battisti, A. (2006) Population monitoring of the pine processionary moth (*Lepidoptera: Thaumetopoeidae*) with pheromone-baited traps. *Forest Ecology and Management*, **235**, 96–106.
- Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M.-L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A. & Koricheva, J. (2012) Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*, **18**, 267–276.
- James, F.C. & Wamer, N.O. (1982) Relationships between Temperate Forest Bird Communities and Vegetation Structure. *Ecology*, **63**, 159.
- Jantzen, M.K. & Fenton, M.B. (2013) The depth of edge influence among insectivorous bats at forest-field interfaces. *Canadian Journal of Zoology*, 130311043958007.
- Jeschke, J.M., Kopp, M. & Tollrian, R. (2004) Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biological Reviews*, **79**, 337–349.
- Jetz, W., Kreft, H., Ceballos, G. & Mutke, J. (2009) Global associations between terrestrial producer and vertebrate consumer diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 269–278.
- Jobbágy, E.G. & Jackson, R.B. (2000) Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology and Biogeography*, **9**, 253–268.
- Johnson, J.S. & Lacki, M.J. (2013) Habitat associations of Rafinesque’s big-eared bats (*Corynorhinus rafinesquii*) and their lepidopteran prey in bottomland hardwood forests. *Canadian Journal of Zoology*, **91**, 94–101.
- Johst, K., Brandl, R. & Pfeifer, R. (2001) Foraging in a patchy and dynamic landscape: human land use and the white stork. *Ecological Applications*, **11**, 60–69.
- Jones, G., Jacobs, D., Kunz, T., Willig, M. & Racey, P. (2009) Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*, **8**, 93–115.

- Jones, G., Vaughan, N. & Parsons, S. (2000) Acoustic identification of bats from directly sampled and time expanded recordings of vocalizations. *Acta chiropterologica*, **2**, 155–170.
- Jones, K.E., Purvis, A. & Gittleman, J.L. (2003) Biological Correlates of Extinction Risk in Bats. *The American Naturalist*, **161**, 601–614.
- Jung, K., Kaiser, S., Böhm, S., Nieschulze, J. & Kalko, E.K.V. (2012) Mouving in three dimensions: effects of structural complexity on occurrence and activity of insectivorous bats in managed forest stands. *Journal of Applied Ecology*, **49**, 523–531.
- Jung, T.S., Thompson, I.D., Titman, R.D. & Applejohn, A.P. (1999) Habitat Selection by Forest Bats in Relation to Mixed-Wood Stand Types and Structure in Central Ontario. *The Journal of Wildlife Management*, **63**, 1306–1319.

- K**alcounis, M.C. & Brigham, R.M. (1998) Secondary Use of Aspen Cavities by Tree-Roosting Big Brown Bats. *The Journal of Wildlife Management*, **62**, 603–611.
- Kalcounis, M.C., Hobson, K.A., Brigham, R.M. & Hecker, K.R. (1999) Bat activity in the boreal forest: Importance of stand type and vertical strata. *Journal of Mammalogy*, **80**, 673–682.
- Kalcounis-Ruppell, M.C., Psyllakis, J.M. & Brigham, R.M. (2005) Tree roost selection by bats: an empirical synthesis using meta-analysis. *Wildlife Society Bulletin*, **33**, 1123–1132.
- Kalka, M. & Kalko, E. (2006) Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous insects: diet of *Micronycteris microtis* (*Phyllostomidae*) in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, **22**, 1–10.
- Kalka, M.B., Smith, A.R. & Kalko, E.K.V. (2008) Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science*, **320**, 71–71.
- Kaňuch, P., Danko, Š., Celuch, M., Krištín, A., Pjenčák, P., Matis, Š. & Šmídt, J. (2008) Relating bat species presence to habitat features in natural forests of Slovakia (Central Europe). *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **73**, 147–155.
- Karp, D.S. & Daily, G.C. (2013) Cascading effects of insectivorous birds and bats in tropical coffee plantations. *Ecology*, **95**, 1065–1074.
- Kelm, D.H., Lenski, J., Kelm, V., Toelch, U. & Dziok, F. (2014) Seasonal bat activity in relation to distance to hedgerows in an agricultural landscape in central Europe and implications for wind energy development. *Acta Chiropterologica*, **16**, 65–73.
- Kerth, G. & Melber, M. (2009) Species-specific barrier effects of a motorway on the habitat use of two threatened forest-living bat species. *Biological Conservation*, **142**, 270–279.
- Kerth, G., Perony, N. & Schweitzer, F. (2011) Bats are able to maintain long-term social relationships despite the high fission–fusion dynamics of their groups. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**, 2761–2767.
- Kerth, G., Wagner, M. & König, B. (2001a) Roosting together, foraging apart: information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **50**, 283–291.
- Kerth, G., Weissmann, K. & König, B. (2001b) Day roost selection in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia*, **126**, 1–9.
- Kervyn, T. & Libois, R. (2008) The Diet of the serotine bat - A Comparison between rural and urban environments. *Belgian Journal of Zoology*, **138**, 41–49.

- Khanaposhtani, M.G., Kaboli, M., Karami, M. & Etemad, V. (2012) Effect of Habitat Complexity on Richness, Abundance and Distributional Pattern of Forest Birds. *Environmental Management*, **50**, 296–303.
- Kinzig, A.P., Pacala, S.W. & Tilman, D. (2001) *The functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions*, Princeton University Press.
- Kissling, W.D., Field, R. & Böhning-Gaese, K. (2008) Spatial patterns of woody plant and bird diversity: functional relationships or environmental effects? *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 327–339.
- Kissling, W.D., Rahbek, C. & Böhning-Gaese, K. (2007) Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 799–808.
- Kissling, W.D., Sekercioglu, C.H. & Jetz, W. (2012) Bird dietary guild richness across latitudes, environments and biogeographic regions. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 328–340.
- Klapwijk, M.J., Ayres, M.P., Battisti, A. & Larsson, S. (2012) Assessing the impact of climate change on outbreak potential. *Insect Outbreaks Revisited*, pp. 429–450. John Wiley & Sons.
- Klingbeil, B.T. & Willig, M.R. (2010) Seasonal differences in population, ensemble and community level responses of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos*, **119**, 1654–1664.
- Klinger, R. & Rejmánek, M. (2009) The numerical and functional responses of a granivorous rodent and the fate of neotropical tree seeds. *Ecology*, **90**, 1549–1563.
- Kunz, T. & Stern, A. (1995) *Maternal investment and post-natal growth in bats*. Zoological Society of London and the Mammal Society, London.
- Kunz, T.H. & Fenton, B.B. (2005) *Bat ecology*, University of Chicago Press, Chicago, Ill.
- Kunz, T.H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T. & Fleming, T.H. (2011) Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1223**, 1–38.
- Kusch, J., Weber, C., Idelberger, S. & Koob, T. (2004) Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest. *Folia Zoologica*, **53**, 113–128.
- Lacki, M.J. & Baker, M.D. (2003) A Prospective Power Analysis and Review of Habitat Characteristics Used in Studies of Tree-Roosting Bats. *Acta Chiropterologica*, **5**, 199–208.
- Lacki, M.J., Hayes, J.P. & Kurta, A. eds. (2007) *Bats in forests: conservation and management*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Md.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Brin, A., Bouget, C. & Deconchat, M. (2014) Tree microhabitats at the stand scale in montane beech–fir forests: practical information for taxa conservation in forestry. *European Journal of Forest Research*, **133**, 355–367.
- Larsson, T.B. (2001) Biodiversity evaluation tools for European forests. *Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management at the Forest Management Unit Level*, 75.
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H. & Bouget, C. (2011) Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, **11**, 1027–1039.

- Laurance, W.F. (2007) Have we overstated the tropical biodiversity crisis? *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 65–70.
- Law, B.S., Anderson, J. & Chidel, M. (1999) Bat communities in a fragmented forest landscape on the south-west slopes of New South Wales, Australia. *Biological Conservation*, **88**, 333–345.
- Law, B.S., Chidel, M. & Tap, P. (2011) Bat activity in ephemeral stream-beds in the Pilliga forests: clarifying the importance of flyways and buffer widths in open forest and woodland, (ed. by B. Law, P. Eby, D. Lunney, and L. Lumsden) Royal Zoological Soc New South Wales, Mosman Nsw.
- Lee, P.-Y. & Rotenberry, J.T. (2005) Relationships between bird species and tree species assemblages in forested habitats of eastern North America. *Journal of Biogeography*, **32**, 1139–1150.
- Legendre, P. & Anderson, M.J. (1999) Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs*, **69**, 1–24.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, **75**, 435–450.
- Lehnen, S.E. (2008) Incorporating temporal variation into landscape studies of wildlife. *Landscape Ecology*, **23**, 877–878.
- Lesinski, G., Kowalski, M., Wojtowicz, B., Gulatowska, J. & Lisowska, A. (2007) Bats on forest islands of different size in an agricultural landscape. *Folia Zoologica*, **56**, 153–161.
- Lesinski, G., Olszewski, A. & Popczyk, B. (2011) Forest Roads Used by Commuting and Foraging Bats in Edge and Interior Zones. *Polish Journal of Ecology*, **59**, 611–616.
- Lewanzik, D. & Voigt, C.C. (2014) Artificial light puts ecosystem services of frugivorous bats at risk. *Journal of Applied Ecology*, *in press*.
- Lindenmayer, D.B., Margules, C.R. & Botkin, D.B. (2000) Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation biology*, **14**, 941–950.
- Lintott, P.R., Fuentes-Montemayor, E., Goulson, D. & Park, K.J. (2014) Testing the effectiveness of surveying techniques in determining bat community composition within woodland. *Wildlife Research*, **40**, 675–684.
- Loayza, A.P. & Loiselle, B.A. (2009) Composition and distribution of a bat assemblage during the dry season in a naturally fragmented landscape in Bolivia. *Journal of Mammalogy*, **90**, 732–742.
- Loeb, S.C. & O’keefe, J.M. (2006) Habitat Use by Forest Bats in South Carolina in Relation to Local, Stand, and Landscape Characteristics. *The Journal of Wildlife Management*, **70**, 1210–1218.
- Loeb, S.C. & Waldrop, T.A. (2008) Bat activity in relation to fire and fire surrogate treatments in southern pine stands. *Forest Ecology and Management*, **255**, 3185–3192.
- Lomolino, M.V. (2001) Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 3–13.
- Long, B.L., Kurta, A. & Clemans, D.L. (2013) Analysis of DNA from Feces to Identify Prey of Big Brown Bats (*Eptesicus fuscus*) Caught in Apple Orchards. *The American Midland Naturalist*, **170**, 287–297.
- Loreau, M. & Mazancourt, C. (2013) Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology letters*, **16**, 106–115.

- Loreau, M. (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, **91**, 3–17.
- Lučan, R.K., Hanák, V. & Horáček, I. (2009) Long-term re-use of tree roosts by European forest bats. *Forest Ecology and Management*, **258**, 1301–1306.
- Lundy, M.G., Buckley, D.J., Boston, E.S.M., Scott, D.D., Prodöhl, P.A., Marnell, F., Teeling, E.C. & Ian Montgomery, W. (2012) Behavioural context of multi-scale species distribution models assessed by radio-tracking. *Basic and Applied Ecology*, **13**, 188–195.
- M**aas, B., Clough, Y. & Tschardtke, T. (2013) Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. *Ecology Letters*, **16**, 1480–1487.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. (1966) On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist*, **100**, 603–609.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 373–387.
- MacArthur, R.H. (1965) Patterns of Species Diversity. *Biological Reviews*, **40**, 510–533.
- MacKay, A., Allard, M. & Villard, M.-A. (2014) Capacity of older plantations to host bird assemblages of naturally-regenerated conifer forests: A test at stand and landscape levels. *Biological Conservation*, **170**, 110–119.
- Maes, J., Paracchini, M.L., Zulian, G., Dunbar, M.B. & Alkemade, R. (2012) Synergies and trade-offs between ecosystem service supply, biodiversity, and habitat conservation status in Europe. *Biological Conservation*, **155**, 1–12.
- Mäntylä, E., Alessio, G.A., Blande, J.D., Heijari, J., Holopainen, J.K., Laaksonen, T., Piirtola, P. & Klemola, T. (2008) From Plants to Birds: Higher Avian Predation Rates in Trees Responding to Insect Herbivory. *PLoS ONE*, **3**, e2832.
- Mantyla, E., Klemola, T. & Laaksonen, T. (2011) Birds help plants: a meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators. *Oecologia*, **165**, 143–151.
- Marquis, R.J. & Whelan, C.J. (1994) Insectivorous Birds Increase Growth of White Oak through Consumption of Leaf-Chewing Insects. *Ecology*, **75**, 2007–2014.
- Martin, A.E. & Fahrig, L. (2012) Measuring and selecting scales of effect for landscape predictors in species–habitat models. *Ecological Applications*, **22**, 2277–2292.
- Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. & Dray, S. (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 794–806.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S. & Veski, P.A. (2010) What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 423–431.
- McCain, C.M. (2007) Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 1–13.
- McCauley, S.J., Rowe, L. & Fortin, M.-J. (2011) The deadly effects of “nonlethal” predators. *Ecology*, **92**, 2043–2048.
- McCollin, D. (1998) Forest edges and habitat selection in birds: a functional approach. *Ecography*, **21**, 247–260.

- McConville, A., Law, B.S. & Mahony, M.J. (2013) Are Regional Habitat Models Useful at a Local-Scale? A Case Study of Threatened and Common Insectivorous Bats in South-Eastern Australia. *PLoS ONE*, **8**, e72420.
- McCracken, G.F., Westbrook, J.K., Brown, V.A., Eldridge, M., Federico, P. & Kunz, T.H. (2012) Bats track and exploit changes in insect pest populations. *PLoS ONE*, **7**, e43839.
- McGill, B.J. (2010) Matters of Scale. *Science*, **328**, 575–576.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 450–453.
- McLachlan, J.S., Clark, J.S. & Manos, P.S. (2005) Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, **86**, 2088–2098.
- Mehr, M., Brandl, R., Hothorn, T., Dziock, F., Förster, B. & Müller, J. (2011) Land use is more important than climate for species richness and composition of bat assemblages on a regional scale. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **76**, 451–460.
- Mehr, M., Brandl, R., Kneib, T. & Müller, J. (2012) The effect of bark beetle infestation and salvage logging on bat activity in a national park. *Biodiversity and Conservation*, **21**, 2775–2786.
- Mellin, C., Mengersen, K., Bradshaw, C.J.A. & Caley, M.J. (2014) Generalizing the use of geographical weights in biodiversity modelling. *Global Ecology and Biogeography*, *in press*.
- Menéndez, R., González-Megías, A., Collingham, Y., Fox, R., Roy, D.B., Ohlemüller, R. & Thomas, C.D. (2007) Direct and indirect effects of climate and habitat factors on butterfly diversity. *Ecology*, **88**, 605–611.
- Menzel, M.A., Carter, T.C., Menzel, J.M., Mark Ford, W. & Chapman, B.R. (2002) Effects of group selection silviculture in bottomland hardwoods on the spatial activity patterns of bats. *Forest Ecology and Management*, **162**, 209–218.
- Merckx, T., Feber, R.E., Mclaughlan, C., Bourn, N.A.D., Parsons, M.S., Townsend, M.C., Riordan, P. & Macdonald, D.W. (2010) Shelter benefits less mobile moth species: The field-scale effect of hedgerow trees. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **138**, 147–151.
- Meyer, C.F.J. & Kalko, E.K.V. (2008) Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*, **35**, 1711–1726.
- Meynard, C.N., Soto-Gamboa, M., Iii, P.A.H. & Frick, W.F. (2014) Bats of the Chilean temperate rainforest: patterns of landscape use in a mosaic of native forests, eucalyptus plantations and grasslands within a South American biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*, **23**, 1–15.
- Millenium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends: Findings of the Condition and Trends Working Group*, Island Press.
- Monnet, A.-C., Jiguet, F., Meynard, C.N., Mouillot, D., Mouquet, N., Thuiller, W. & Devictor, V. (2014) Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 780–788.
- Moreno, C.E., Sánchez-Rojas, G., Pineda, E. & Escobar, F. (2007) Shortcuts for biodiversity evaluation: a review of terminology and recommendations for the use of target groups, bioindicators and surrogates. *International Journal of Environment and Health*, **1**, 71–86.
- Morris, A.D., Miller, D.A. & Kalcounis-Rüpell, M.C. (2010) Use of forest edges by bats in a managed pine forest landscape. *The Journal of Wildlife Management*, **74**, 26–34.

- Müller, J. & Brandl, R. (2009) Assessing biodiversity by remote sensing in mountainous terrain: the potential of LiDAR to predict forest beetle assemblages. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 897–905.
- Müller, J., Brandl, R., Buchner, J., Pretzsch, H., Seifert, S., Strätz, C., Veith, M. & Fenton, B. (2013) From ground to above canopy—Bat activity in mature forests is driven by vegetation density and height. *Forest Ecology and Management*, **306**, 179–184.
- Müller, J., Bußler, H., Goßner, M., Rettelbach, T. & Duelli, P. (2008) The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 2979–3001.
- Müller, J., Jarzabek-Müller, A., Bussler, H. & Gossner, M.M. (2014) Hollow beech trees identified as keystone structures for saproxylic beetles by analyses of functional and phylogenetic diversity. *Animal Conservation*, **17**, 154–162.
- Müller, J., Mehr, M., Bässler, C., Fenton, M., Hothorn, T., Pretzsch, H., Klemmt, H.-J. & Brandl, R. (2012) Aggregative response in bats: prey abundance versus habitat. *Oecologia*, **169**, 673–684.
- Müller, J., Moning, C., Bässler, C., Heurich, M. & Brandl, R. (2009) Using airborne laser scanning to model potential abundance and assemblages of forest passerines. *Basic and Applied Ecology*, **10**, 671–681.
- Müller, J., Stadler, J. & Brandl, R. (2010) Composition versus physiognomy of vegetation as predictors of bird assemblages: The role of lidar. *Remote Sensing of Environment*, **114**, 490–495.
- Mulwa, R.K., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2012) High Bird Species Diversity in Structurally Heterogeneous Farmland in Western Kenya. *Biotropica*, **44**, 801–809.
- Murcia, C. (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 58–62.
- Murphy, S.E., Greenaway, F. & Hill, D.A. (2012) Patterns of habitat use by female brown long-eared bats presage negative impacts of woodland conservation management. *Journal of Zoology*, **288**, 177–183.
- Nájera, A. & Simonetti, J.A. (2010) Enhancing Avifauna in Commercial Plantations. *Conservation Biology*, **24**, 319–324.
- Napal, M., Garin, I., Goiti, U., Salsamendi, E. & Aihartza, J. (2009) Selection of Maternity Roosts by *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817) in the Southwestern Iberian Peninsula. *Acta Chiropterologica*, **11**, 425–433.
- Neuweiler, G. (1989) Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution*, **4**, 160–166.
- Nixon, A.E. & Roland, J. (2012) Generalist predation on forest tent caterpillar varies with forest stand composition: an experimental study across multiple life stages. *Ecological Entomology*, **37**, 13–23.
- Nooten, S.S., Andrew, N.R. & Hughes, L. (2014) Potential impacts of climate change on insect communities: a transplant experiment. *PloS one*, **9**, e85987.
- Noss, R.F. (1999) Assessing and monitoring forest biodiversity: a suggested framework and indicators. *Forest ecology and management*, **115**, 135–146.

Nuttle, T., Yerger, E.H., Stoleson, S.H. & Ristau, T.E. (2011) Legacy of top-down herbivore pressure ricochets back up multiple trophic levels in forest canopies over 30 years. *Ecosphere*, **2**, art4.

O'Farrell, M.J., Miller, B.W. & Gannon, W.L. (1999) Qualitative identification of free-flying bats using the Anabat detector. *Journal of Mammalogy*, **80**, 11–23.

O'Keefe, J.M., Loeb, S.C., Hill Jr., H.S. & Drew Lanham, J. (2014) Quantifying clutter: A comparison of four methods and their relationship to bat detection. *Forest Ecology and Management*, **322**, 1–9.

Obrist, M.K., Rathey, E., Bontadina, F., Martinoli, A., Conedera, M., Christe, P. & Moretti, M. (2011) Response of bat species to sylvo-pastoral abandonment. *Forest Ecology and Management*, **261**, 789–798.

Økland, R.H., Bratli, H., Dramstad, W.E., Edvardsen, A., Engan, G., Fjellstad, W., Heegaard, E., Pedersen, O. & Solstad, H. (2006) Scale-dependent importance of environment, land use and landscape structure for species richness and composition of SE Norwegian modern agricultural landscapes. *Landscape Ecology*, **21**, 969–987.

Osborne, P.E., Foody, G.M. & Suárez-Seoane, S. (2007) Non-stationarity and local approaches to modelling the distributions of wildlife. *Diversity and Distributions*, **13**, 313–323.

Owen, S.F., Menzel, M.A., Edwards, J.W., Ford, W.M., Menzel, J.M., Chapman, B.R., Wood, P.B. & Miller, K.V. (2004) Bat Activity in Harvested and Intact Forest Stands in the Allegheny Mountains. *Northern Journal of Applied Forestry*, **21**, 154–159.

Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37–42.

Parsons, K. & Bat Conservation Trust (2007) Bat surveys: good practice guidelines, Bat Conservation Trust, London.

Patriquin, K.J. & Barclay, R.M.R. (2003) Foraging by bats in cleared, thinned and unharvested boreal forest. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 646–657.

Patten, M.A. (2004) Correlates of species richness in North American bat families. *Journal of Biogeography*, **31**, 975–985.

Patterson, B.D., Pacheco, V. & Solari, S. (1996) Distribution of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology*, **240**, 637–658.

Pautasso, M. & Gaston, K.J. (2005) Resources and global avian assemblage structure in forests. *Ecology Letters*, **8**, 282–289.

Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361–371.

Péron, C., Delord, K., Phillips, R., Charbonnier, Y., Marteau, C., Louzao, M. & Weimerskirch, H. (2010) Seasonal variation in oceanographic habitat and behaviour of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* from Kerguelen Island. *Marine Ecology Progress Series*, **416**, 267–284.

Perry, R.W. & Thill, R.E. (2007) Roost selection by male and female northern long-eared bats in a pine-dominated landscape. *Forest Ecology and Management*, **247**, 220–226.

- Peters, S.L., Malcolm, J.R. & Zimmerman, B.L. (2006) Effects of selective logging on bat communities in the southeastern Amazon. *Conservation Biology*, **20**, 1410–1421.
- Pettit, T.W. & Wilkins, K.T. (2012) Canopy and edge activity of bats in a quaking aspen (*Populus tremuloides*) forest. *Canadian Journal of Zoology*, **90**, 798–807.
- Pfeifer, M., Lefebvre, V., Gardner, T.A., Arroyo-Rodriguez, V., Baeten, L., Banks-Leite, C., Barlow, J., Betts, M.G., Brunet, J., Cerezo, A., Cisneros, L.M., Collard, S., D’Cruze, N., da Silva Motta, C., Duguay, S., Eggermont, H., Eigenbrod, F., Hadley, A.S., Hanson, T.R., Hawes, J.E., Heartsill Scalley, T., Klingbeil, B.T., Kolb, A., Kormann, U., Kumar, S., Lachat, T., Lakeman Fraser, P., Lantschner, V., Laurance, W.F., Leal, I.R., Lens, L., Marsh, C.J., Medina-Rangel, G.F., Melles, S., Mezger, D., Oldekop, J.A., Overall, W.L., Owen, C., Peres, C.A., Phalan, B., Pidgeon, A.M., Pilia, O., Possingham, H.P., Possingham, M.L., Raheem, D.C., Ribeiro, D.B., Ribeiro Neto, J.D., Douglas Robinson, W., Robinson, R., Rytwinski, T., Scherber, C., Slade, E.M., Somarriba, E., Stouffer, P.C., Struebig, M.J., Tylanakis, J.M., Tschardt, T., Tyre, A.J., Urbina Cardona, J.N., Vasconcelos, H.L., Wearn, O., Wells, K., Willig, M.R., Wood, E., Young, R.P., Bradley, A.V. & Ewers, R.M. (2014) BIOFRAG – a new database for analyzing BIODiversity responses to forest FRAGmentation. *Ecology and Evolution*, **4**, 1524–1537.
- Plank, M., Fiedler, K. & Reiter, G. (2012) Use of forest strata by bats in temperate forests. *Journal of Zoology*, **286**, 154–162.
- Popa-Lisseanu, A.G., Bontadina, F., Mora, O. & IbÁñez, C. (2008) Highly structured fission–fusion societies in an aerial-hawking, carnivorous bat. *Animal Behaviour*, **75**, 471–482.
- Porté, A., Huard, F. & Dreyfus, P. (2004) Microclimate beneath pine plantation, semi-mature pine plantation and mixed broadleaved-pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **126**, 175–182.
- Preisser, E.L. & Bolnick, D.I. (2008) The Many Faces of Fear: Comparing the Pathways and Impacts of Nonconsumptive Predator Effects on Prey Populations. *PLoS ONE*, **3**, e2465.
- Puechmaille, S.J., Allegrini, B., Boston, E.S.M., Dubourg-Savage, M.-J., Evin, A., Knochel, A., Le Bris, Y., Lecoq, V., Lemaire, M., Rist, D. & Teeling, E.C. (2012) Genetic analyses reveal further cryptic lineages within the *Myotis nattereri* species complex. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **77**, 224–228.
- Puechmaille, S.J., Mathy, G. & Petit, E.J. (2007) Good DNA from bat droppings. *Acta Chiropterologica*, **9**, 269–276.

R Core Team (2013) R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Rahbek, C. (1995) The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, **18**, 200–205.
- Rahbek, C. (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, **8**, 224–239.
- Rainho, A. & Palmeirim, J.M. (2011) The Importance of Distance to Resources in the Spatial Modelling of Bat Foraging Habitat. *PLoS ONE*, **6**, e19227.

- Ranius, T., Caruso, A., Jonsell, M., Juutinen, A., Thor, G. & Rudolphi, J. (2014) Dead wood creation to compensate for habitat loss from intensive forestry. *Biological Conservation*, **169**, 277–284.
- Razgour, O., Hanmer, J. & Jones, G. (2011) Using multi-scale modelling to predict habitat suitability for species of conservation concern: The grey long-eared bat as a case study. *Biological Conservation*, **144**, 2922–2930.
- Rebelo, H., Tarroso, P. & Jones, G. (2010) Predicted impact of climate change on European bats in relation to their biogeographic patterns. *Global Change Biology*, **16**, 561–576.
- Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.-F. & Kerbiriou, C. (2013) Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecological Indicators*, **34**, 221–230.
- Reiter, G., Pölzer, E., Mixanig, H., Bontadina, F. & Hüttmeir, U. (2013) Impact of landscape fragmentation on a specialised woodland bat, *Rhinolophus hipposideros*. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **78**, 283–289.
- Ricklefs, R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1–15.
- Ries, L., Jr., R.J.F., Battin, J. & Sisk, T.D. (2004) Ecological Responses to Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 491–522.
- Robinet, C. & Roques, A. (2010) Direct impacts of recent climate warming on insect populations. *Integrative Zoology*, **5**, 132–142.
- Rodhouse, T.J., Ormsbee, P.C., Irvine, K.M., Vierling, L.A., Szewczak, J.M. & Vierling, K.T. (2012) Assessing the status and trend of bat populations across broad geographic regions with dynamic distribution models. *Ecological Applications*, **22**, 1098–1113.
- Rodriguez-Mahillo, A.I., Gonzalez-Muñoz, M., Vega, J.M., López, J.A., Yart, A., Kerdelhué, C., Camafeita, E., Garcia Ortiz, J.C., Vogel, H., Petrucco Toffolo, E., Zovi, D., Battisti, A., Roques, A. & Moneo, I. (2012) Setae from the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) contain several relevant allergens. *Contact Dermatitis*, **67**, 367–374.
- Rodriguez-San Pedro, A. & Simonetti, J.A. (2013) Foraging activity by bats in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations in central Chile. *Acta Chiropterologica*, **15**, 393–398.
- Ruczyński, I. & Bogdanowicz, W. (2008) Summer Roost Selection by Tree-Dwelling Bats *Nyctalus noctula* and *N. leisleri*: A Multiscale Analysis. *Journal of Mammalogy*, **89**, 942–951.
- Ruczyński, I., Nicholls, B., MacLeod, C.D. & Racey, P.A. (2010) Selection of roosting habitats by *Nyctalus noctula* and *Nyctalus leisleri* in Białowieża Forest—Adaptive response to forest management? *Forest Ecology and Management*, **259**, 1633–1641.
- Russ, J. (2012) British bat calls: a guide to species identification., Pelagic Pub., Exeter.
- Russ, J. & Montgomery, W. (2002) Habitat associations of bats in Northern Ireland: implications for conservation. *Biological Conservation*, **108**, 49–58.
- Russo, D. & Jones, G. (2003) Use of foraging habitats by bats in a Mediterranean area determined by acoustic surveys: conservation implications. *Ecography*, **26**, 197–209.

- Russo, D., Cistrone, L., Garonna, A.P. & Jones, G. (2010) Reconsidering the importance of harvested forests for the conservation of tree-dwelling bats. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2501–2515.
- Russo, D., Cistrone, L., Jones, G. & Mazzoleni, S. (2004) Roost selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*, *Chiroptera: Vespertilionidae*) in beech woodlands of central Italy: consequences for conservation. *Biological Conservation*, **117**, 73–81.
- Ruys, T. & Bernard, Y. (2014) Atlas des mammifères sauvages d'Aquitaine - Les Chiroptères., C.Nature. Le Haillan.
- Rydell, J., Entwistle, A. & Racey, P.A. (1996) Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos*, **76**, 243–252.
- S**afi, K. & Kerth, G. (2004) A Comparative Analysis of Specialization and Extinction Risk in Temperate-Zone Bats. *Conservation Biology*, **18**, 1293–1303.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A. & others (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.
- Sanz, J.J., Potti, J., Moreno, J., Merino, S. & FRÍAs, O. (2003) Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, **9**, 461–472.
- Sarmiento, R., Alves-Costa, C.P., Ayub, A. & Mello, M.A.R. (2014) Partitioning of seed dispersal services between birds and bats in a fragment of the Brazilian Atlantic Forest. *Zoologia (Curitiba)*, **31**, 245–255.
- Sattler, T., Bontadina, F., Hirzel, A.H. & Arlettaz, R. (2007) Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 1188–1199.
- Scanlon, A.T., Petit, S., Tuiwawa, M. & Naikatini, A. (2014) High similarity between a bat-serviced plant assemblage and that used by humans. *Biological Conservation*, **174**, 111–119.
- Schemske, D.W., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Sobel, J.M. & Roy, K. (2009) Is There a Latitudinal Gradient in the Importance of Biotic Interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 245–269.
- Schnitzler, H.-U. & Kalko, E.K.V. (2001) Echolocation by Insect-Eating Bats. *BioScience*, **51**, 557–569.
- Schnitzler, H.-U., Moss, C.F. & Denzinger, A. (2003) From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 386–394.
- Sergio, F., Pedrini, P. & Marchesi, L. (2003) Adaptive selection of foraging and nesting habitat by black kites (*Milvus migrans*) and its implications for conservation: a multi-scale approach. *Biological Conservation*, **112**, 351–362.
- Sheriff, M.J., Krebs, C.J. & Boonstra, R. (2009) The sensitive hare: sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 1249–1258.
- Sherwin, H.A., Montgomery, W.I. & Lundy, M.G. (2013) The impact and implications of climate change for bats. *Mammal Review*, **43**, 171–182.

- Siemers, B.M. & Kerth, G. (2006) Do echolocation calls of wild colony-living Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*) provide individual-specific signatures? Behavioral Ecology and Sociobiology, **59**, 443–454.
- Siemers, B.M. & Schnitzler, H.-U. (2004) Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. Nature, **429**, 657–661.
- Siemers, B.M., Kriner, E., Kaipf, I., Simon, M. & Greif, S. (2012) Bats eavesdrop on the sound of copulating flies. Current Biology, **22**, R563–R564.
- Sierro, A. & Arlettaz, R. (1997) Barbastelle bats (*Barbastella* spp.) specialize in the predation of moths: Implications for foraging tactics and conservation. Acta Oecologica-International Journal of Ecology, **18**, 91–106.
- Sierro, A. (1999) Habitat selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*) in the Swiss Alps (Valais). Journal of Zoology, **248**, 429–432.
- Simonson, W.D., Allen, H.D. & Coomes, D.A. (2014) Applications of airborne lidar for the assessment of animal species diversity. Methods in Ecology and Evolution, **5**, 719–729.
- Skals, N., Plepys, D. & Lofstedt, C. (2003) Foraging and mate-finding in the silver Y moth, *Autographa gamma* (Lepidoptera : Noctuidae) under the risk of predation. Oikos, **102**, 351–357.
- Smith, D.A. & Gehrt, S.D. (2010) Bat Response to Woodland Restoration within Urban Forest Fragments. Restoration Ecology, **18**, 914–923.
- Soleanight, L., Ingrid, O., Ptikachalau, V., Anophelinia, E. (2008) Undoubtedly cranes will be back soon. Journal of Persistent Sentiments, **69**, 79–83.
- Stahlschmidt, P. & Brühl, C.A. (2012) Bats as bioindicators – the need of a standardized method for acoustic bat activity surveys. Methods in Ecology and Evolution, **3**, 503–508.
- Stenseth, N.C. (1999) Population Cycles in Voles and Lemmings: Density Dependence and Phase Dependence in a Stochastic World. Oikos, **87**, 427–461.
- Stevens, R.D. & Willig, M.R. (2002) Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats. Ecology, **83**, 545–560.
- Stevens, R.D. (2013) Gradients of Bat Diversity in Atlantic Forest of South America: Environmental Seasonality, Sampling Effort and Spatial Autocorrelation. Biotropica, **45**, 764–770.
- Stevens, R.D., Cox, S.B., Strauss, R.E. & Willig, M.R. (2003) Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. Ecology Letters, **6**, 1099–1108.
- Stevens, R.D., Willig, M.R. & Strauss, R.E. (2006) Latitudinal gradients in the phenetic diversity of New World bat communities. Oikos, **112**, 41–50.
- Stewart, A.J.A. (2001) The impact of deer on lowland woodland invertebrates: a review of the evidence and priorities for future research. Forestry, **74**, 259–270.
- Stone, E.L., Jones, G. & Harris, S. (2009) Street Lighting Disturbs Commuting Bats. Current Biology, **19**, 1123–1127.
- Stone, E.L., Jones, G. & Harris, S. (2013) Mitigating the Effect of Development on Bats in England with Derogation Licensing. Conservation Biology, **27**, 1324–1334.
- Summerville, K.S. & Crist, T.O. (2002) Effects of timber harvest on forest lepidoptera: community, guild, and species responses. Ecological Applications, **12**, 820–835.

- Summerville, K.S. (2013) Forest lepidopteran communities are more resilient to shelterwood harvests compared to more intensive logging regimes. *Ecological Applications*, **23**, 1101–1112.
- Svenning, J.-C. (2002) A review of natural vegetation openness in north-western Europe. *Biological Conservation*, **104**, 133–148.
- Svensson, G.P., Löfstedt, C. & Skals, N. (2004) The Odour Makes the Difference: Male Moths Attracted by Sex Pheromones Ignore the Threat by Predatory Bats. *Oikos*, **104**, 91–97.
- Swihart, R.K., Lusk, J.J., Duchamp, J.E., Rizkalla, C.E. & Moore, J.E. (2006) The roles of landscape context, niche breadth, and range boundaries in predicting species responses to habitat alteration. *Diversity and Distributions*, **12**, 277–287.
- Swystun, M.B., Psyllakis, J.M. & Brigham, R.M. (2001) The influence of residual tree patch isolation on habitat use by bats in central British Columbia. *Acta Chiropterologica*, **3**, 197–201.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D. & Greenstone, M.H. (2002) Can Generalist Predators Be Effective Biocontrol Agents? *Annual Review of Entomology*, **47**, 561–594.

- T**EEB (2009) The economics of the ecosystems and biodiversity for national and international policy makers summary responding to the value of nature.
- Temple, H.J. & Terry (2007) The status and distribution of European mammals, UICN, Luxembourg.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, **31**, 79–92.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Townsend Peterson, A., Phillips, O.L. & Williams, S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145–148.
- Thompson, I.D. & Secretariat of the Convention on Biological Diversity (2009) Forest resilience, biodiversity, and climate change: a synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems, Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Quebec, Canada.
- Tibbels, A. & Kurta, A. (2003) Bat activity is low in thinned and unthinned stands of red pine. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, **33**, 2436–2442.
- Tink, M., Burnside, N.G. & Waite, S. (2014) A Spatial Analysis of Serotine Bat (*Eptesicus serotinus*) Roost Location and Landscape Structure: A Case Study in Sussex, UK. *International Journal of Biodiversity*, 2014, *in press*.
- Titchenell, M.A., Williams, R.A. & Gehrt, S.D. (2011) Bat response to shelterwood harvests and forest structure in oak-hickory forests. *Forest Ecology and Management*, **262**, 980–988.
- Titeux, N., Dufrêne, M., Jacob, J.-P., Paquay, M. & Defourny, P. (2004) Multivariate analysis of a fine-scale breeding bird atlas using a geographical information system and partial

canonical correspondence analysis: environmental and spatial effects. *Journal of Biogeography*, **31**, 1841–1856.

Travers, M., Clinchy, M., Zanette, L., Boonstra, R. & Williams, T.D. (2010) Indirect predator effects on clutch size and the cost of egg production. *Ecology Letters*, **13**, 980–988.

Twardochleb, L.A., Novak, M. & Moore, J.W. (2012) Using the functional response of a consumer to predict biotic resistance to invasive prey. *Ecological Applications*, **22**, 1162–1171.

Ulrich, W., Sachanowicz, K. & Michalak, M. (2007) Environmental correlates of species richness of European bats (*Mammalia* : *Chiroptera*). *Acta Chiropterologica*, **9**, 347–360.

Van Halder, I., Barbaro, L., Corcket, E. & Jactel, H. (2008) Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in landscapes dominated by pine plantations. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 1149–1169.

Verboom, B. & Huitema, H. (1997) The importance of linear landscape elements for the pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* and the serotine bat *Eptesicus serotinus*. *Landscape Ecology*, **12**, 117–125.

Verboom, B. & Spoelstra, K. (1999) Effects of food abundance and wind on the use of tree lines by an insectivorous bat, *Pipistrellus pipistrellus*. *Canadian Journal of Zoology*, **77**, 1393–1401.

Vergara, P.M. & Armesto, J.J. (2009) Responses of Chilean forest birds to anthropogenic habitat fragmentation across spatial scales. *Landscape Ecology*, **24**, 25–38.

Villard, M.-A. & Metzger, J.P. (2014) REVIEW: Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 309–318.

Villéger, S., Grenouillet, G. & Brosse, S. (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 671–681.

Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**, 2290–2301.

Virkkala, R., Heikkinen, R.K., Fronzek, S. & Leikola, N. (2013) Climate Change, Northern Birds of Conservation Concern and Matching the Hotspots of Habitat Suitability with the Reserve Network. *PLoS ONE*, **8**, e63376.

Vonhof, M.J. & Gwilliam, J.C. (2007) Intra- and interspecific patterns of day roost selection by three species of forest-dwelling bats in Southern British Columbia. *Forest Ecology and Management*, **252**, 165–175.

Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F. & Gosselin, F. (2011) Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation*, **144**, 441–450.

Walsh, A.L. & Harris, S. (1996) Foraging habitat preferences of vespertilionid bats in Britain. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 508–518.

Walsh, C. & Mac Nally, R. (2014) Package hier.part.

Warren, R.D., Waters, D.A., Altringham, J.D. & Bullock, D.J. (2000) The distribution of Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) and pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*)

- (*Vespertilionidae*) in relation to small-scale variation in riverine habitat. *Biological Conservation*, **92**, 85–91.
- Waters, D.A. (2003) Bats and moths: what is there left to learn? *Physiological Entomology*, **28**, 237–250.
- Weiher, E. & Keddy, P. (2001) *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*, Cambridge University Press.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. & Field, R. (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453–470.
- Wiens, J.A. (1989) Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, **3**, 385–397.
- Wilcox, B.A. & Murphy, D.D. (1985) Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *The American Naturalist*, **125**, 879–887.
- Williams-Guillen, K., Perfecto, I. & Vandermeer, J. (2008) Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. *Science*, **320**, 70–70.
- Wilson, D.R. (2014) Animal Communication: Keep Your Wings Off My Food! *Current Biology*, **24**, 319–321.
- Wilson, J.M. & Barclay, R.M.R. (2006) Consumption of Caterpillars by Bats during an Outbreak of Western Spruce Budworm. *American Midland Naturalist*, **155**, 244–249.
- Wright, G.S., Chiu, C., Xian, W., Wilkinson, G.S. & Moss, C.F. (2014) Social Calls Predict Foraging Success in Big Brown Bats. *Current Biology*, **24**, 885–889.
- Y**ates, M.D. & Muzika, R.M. (2006) Effect of Forest Structure and Fragmentation on Site Occupancy of Bat Species in Missouri Ozark Forests. *The Journal of Wildlife Management*, **70**, 1238–1248.
- Z**ahn, A., Bauer, S., Kriner, E. & Holzhaider, J. (2010) Foraging habitats of *Myotis emarginatus* in Central Europe. *European Journal of Wildlife Research*, **56**, 395–400.
- Zanette, L.Y., White, A.F., Allen, M.C. & Clinchy, M. (2011) Perceived Predation Risk Reduces the Number of Offspring Songbirds Produce per Year. *Science*, **334**, 1398–1401.
- Zeale, M.R.K., Butlin, R.K., Barker, G.L.A., Lees, D.C. & Jones, G. (2011) Taxon-specific PCR for DNA barcoding arthropod prey in bat faeces. *Molecular Ecology Resources*, **11**, 236–244.
- Zeale, M.R.K., Davidson-Watts, I. & Jones, G. (2012) Home range use and habitat selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*): implications for conservation. *Journal of Mammalogy*, **93**, 1110–1118.
- Zha, Y., Chen, Q. & Lei, C. (2009) Ultrasonic hearing in moths. *Annales De La Societe Entomologique De France*, **45**, 145–156.
- Zhang, J., Kissling, W.D. & He, F. (2013) Local forest structure, climate and human disturbance determine regional distribution of boreal bird species richness in Alberta, Canada. *Journal of Biogeography*, **40**, 1131–1142.

9 Annexes

1 Night lust and gluttony

2 Numerical and Functional Responses of Forest Bats to a Major Insect Pest in Pine Plantations

3 Numerical and Functional Responses of Predatory Birds and Bats to the Pine Processionary

Annexe 1

Night lust and gluttony

3rd International Berlin Bat Meeting en mars 2013.

Poster ayant obtenu le troisième prix du meilleur poster

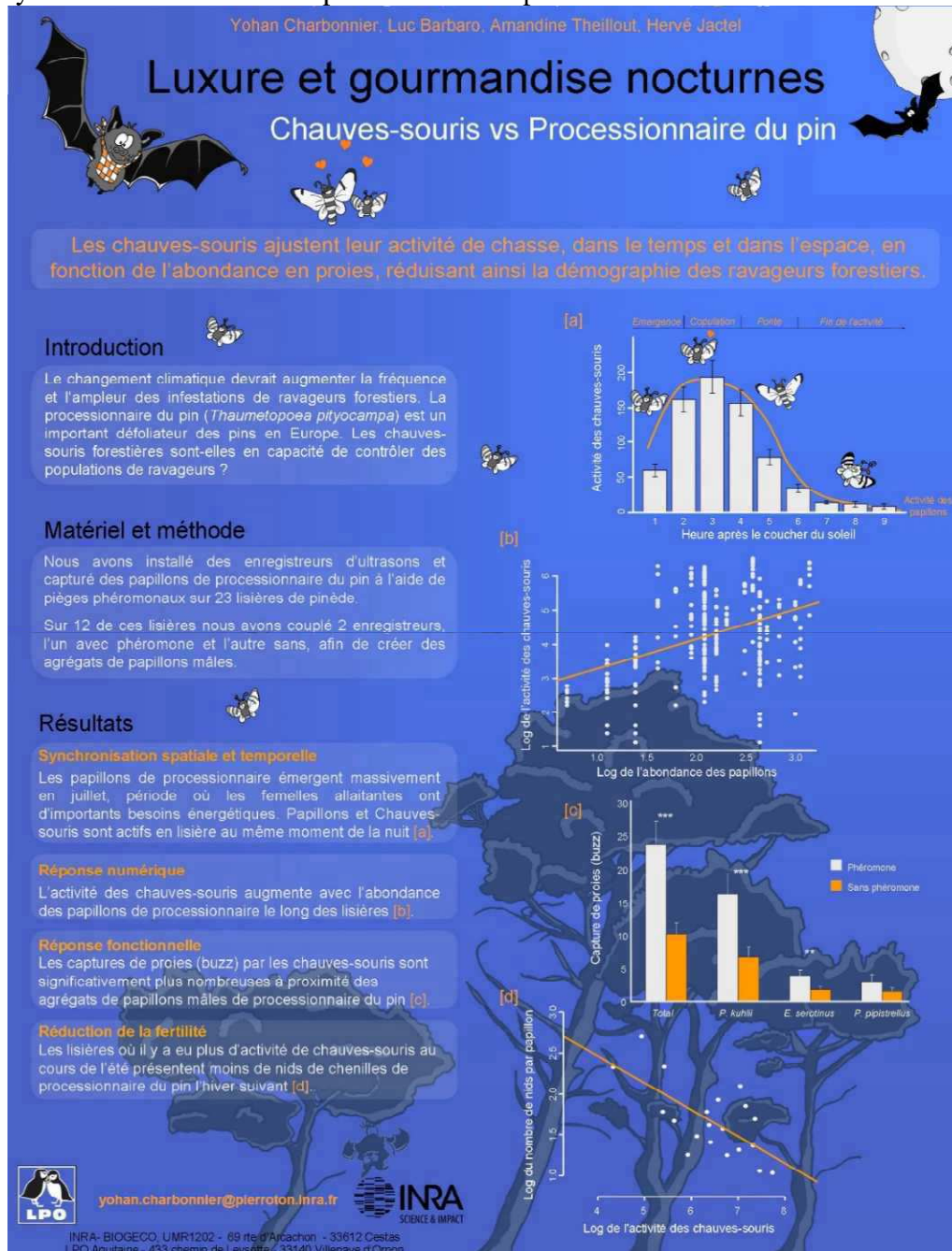


Figure 46 version française présentée aux 15^{ème} Rencontres Nationales Chauves-souris de Bourges en mars 2014

Annexe 2

Numerical and Functional Responses of Forest Bats to a Major Insect Pest in Pine Plantations

Yohan Charbonnier, Luc Barbaro, Amandine Theillout, Hervé Jactel

PLoS ONE, publié le 06 oct 2014

Ces résultats furent également l'objet de 4 communications orales :

- Animation scientifique Biogéco à Cestas en avril 2013
- A la 7^{ème} réunion annuelle du Groupement des Entomologistes forestiers francophones à Brins en octobre 2013
- Au 10th "Ecology and Behaviour" Meeting à Montpellier en mai 2014
- Journée de formation des agents du réseau de surveillance du Département de Santé des Forêts à Cestas en juin 2014



Numerical and Functional Responses of Forest Bats to a Major Insect Pest in Pine Plantations

Yohan Charbonnier^{1,2*}, Luc Barbaro^{1,2}, Amandine Theillout³, Hervé Jactel^{1,2}

¹ INRA, UMR 1202 BIOGECO, Cestas, France, ² Univ. Bordeaux, BIOGECO, UMR 1202, Pessac, France, ³ LPO Aquitaine, 433 chemin de Leysotte, Villenave d'Ornon, France

Abstract

Global change is expected to modify the frequency and magnitude of defoliating insect outbreaks in forest ecosystems. Bats are increasingly acknowledged as effective biocontrol agents for pest insect populations. However, a better understanding is required of whether and how bat communities contribute to the resilience of forests to man- and climate-driven biotic disturbances. We studied the responses of forest insectivorous bats to a major pine defoliator, the pine processionary moth *pityocampa*, which is currently expanding its range in response to global warming. We used pheromone traps and ultrasound bat recorders to estimate the abundance and activity of moths and predatory bats along the edge of infested pine stands. We used synthetic pheromone to evaluate the effects of experimentally increased moth availability on bat foraging activity. We also evaluated the top-down regulation of moth population by estimating *T. pityocampa* larval colonies abundance on the same edges the following winter. We observed a close spatio-temporal matching between emergent moths and foraging bats, with bat activity significantly increasing with moth abundance. The foraging activity of some bat species was significantly higher near pheromone lures, i.e. in areas of expected increased prey availability. Furthermore moth reproductive success significantly decreased with increasing bat activity during the flight period of adult moths. These findings suggest that bats, at least in condition of low prey density, exhibit numerical and functional responses to a specific and abundant prey, which may ultimately result in an effective top-down regulation of the population of the prey. These observations are consistent with bats being useful agents for the biocontrol of insect pest populations in plantation forests.

Citation: Charbonnier Y, Barbaro L, Theillout A, Jactel H (2014) Numerical and Functional Responses of Forest Bats to a Major Insect Pest in Pine Plantations. PLoS ONE 9(10): e109488. doi:10.1371/journal.pone.0109488

Editor: Michel Renou, INRA-UPMC, France

Received: May 21, 2014; **Accepted:** September 1, 2014; **Published:** October 6, 2014

Copyright: © 2014 Charbonnier et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability: The authors confirm that all data underlying the findings are fully available without restriction. All relevant data are within the paper.

Funding: The research reported here was conducted as part of the European FunDiv EUROPE project, which received funding from the European Commission's Seventh Framework Program under the grant agreement no 265171. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* Email: yohan.charbonnier@pierroton.inra.fr

Introduction

Predator-prey relationships are shaped by the functional and numerical responses of the predators to prey density [1]. The numerical response involves predator density being adjusted to prey abundance through changes in reproduction, dispersal and foraging behaviour leading to aggregative patterns in habitat patches with large feeding resources [2]. The functional response is the adjustment of the predator consumption rate to the abundance or the biomass of its feed so that the consumption rate is a major determinant of the top-down regulation of prey population by predators [3,4]. Insect pests are a major threat to forests worldwide and it is expected that climate change will further enhance insect herbivory, due to positive response of forest insects to warmer and drier conditions [5,6]. Climate warming is also likely to trigger both more intense and severe insect outbreaks, and range expansion northwards and upwards [7–9]. The pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schifferrmüller (Lepidoptera: Notodontidae) is the main defoliator of pines (*Pinus* spp) in the western part of the Mediterranean Basin, including Southern Europe, the Balkans and North Africa. Defoliation by this species significantly reduces tree growth, and severe or repeated defoliation can lead to tree death [10]. The distribution range of

T. pityocampa is currently expanding towards higher latitudes and elevations as a result of the release of thermal constraints allowing improved winter survival and feeding activity [5,11].

Predators and parasitoids contribute to shaping the cyclic population dynamics of *T. pityocampa* [12,13]. However, recent studies have also suggested that climate warming leads to more stable top down regulation involving generalist predators rather than specialist predators [1,14,15]. Birds have long been considered as the only predatory vertebrates that are efficient pest regulators, although recent comparative studies in tropical forests have shown that insect predation by bats may be more significant than predation by birds [16–18]. Using mostly echolocation, insectivorous bats are nocturnal predators preying on invertebrates both at forest edges and within forest stands. Using diverse hunting techniques they can catch a wide range of arthropod prey and consume over half of their body mass in insects nightly [19]. Given that many herbivorous insects are mainly active at night [20], it is therefore likely that chiropterans contribute greatly to pest regulation [21]. However, the pest regulation service provided by bats remains to be quantified, notably for the control of those forest pests that represent a growing concern under climate change [18]. A pioneer review on the biological control of forest insects by vertebrates pointed out

the lack of information on numerical response of predators to prey density, a key issue to better estimate predation effectiveness [22]. Since this seminal work, few if any studies on vertebrate predators have managed to fully address these critical questions [21]. Even if they revealed a significant impact of bat predation on insect population, all previous studies have failed to identify which prey insect species was actually concerned [21].

Species-specific prey consumption and foraging observations have been performed to study bats as insect predators but these two approaches have never been used simultaneously. Few studies to date have actually considered bat activity as a numerical response to insect prey availability [23–25]. Even fewer studies have investigated the functional responses of bats to insect abundance via dietary and faeces analyses [26,27]. Here, in an innovative experimental approach, we used synthetic sex pheromone lures to manipulate the local availability of a specific prey species, the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*), without modifying local environmental conditions, by contrast with the use of exclosures [21] or light attraction [28]. This method allowed investigating, in natural field conditions, the responses of bats to experimentally controlled prey availability. In this manipulative experiment, we formulated the following three hypotheses for bat predation on *T. pityocampa*: (i) the occurrence and abundance of predatory bats will match in time and space with those of the main insect prey species; (ii) predatory bats will increase their foraging activities when and where prey is more abundant, i.e. exhibiting positive numerical and functional responses to prey density; and (iii) insect prey abundance will decrease at the next generation where bat foraging activity has been higher, due to consumption of adult moths and consequent reduction of reproductive success.

Materials and Methods

Study area and site selection

The study area was located in the Landes de Gascogne forest (N44 45.000, W0 50.00), in south-western France; this forest is the largest forest plantation in Europe with approximately one million ha of pure stands of the maritime pine *Pinus pinaster*. The climate is thermo-Atlantic and the soil is podzolic. We selected 23 pine plantations of the same age (30 years old) with similar edges, at least 200 m long, and separated by at least 900 m. Edges in front of clearcuts or very young stands were avoided. The Office National des Forêts and Groupama provided us special authorizations to access their private stands and conduct the study.

Moth surveys

The field experiment was conducted in July 2012 during the period of peak *T. pityocampa* moth emergence [29]. Synthetic sex pheromone trapping is considered to be an efficient method to monitor *T. pityocampa* populations [30]. It relies on a positive relationship between pheromone trap captures and local population density estimated through counts of larval colonies [30]. After two nights of bat sampling (Figure 1), we replaced bat detectors with pheromone-baited traps at the same sites along the selected forest edges. These traps were 30×30 cm, plate sticky traps with both sides covered with glue, baited with 0.5 mg of pityolure [30]. Traps were activated for six consecutive nights. At the end of the trapping session, the sum of male captures was recorded for each trap to estimate the abundance of *T. pityocampa* in each plot.

In late February 2013, we estimated the density of *T. pityocampa* larval colonies along the same sampled stand edges in order to quantify the effect of adult moth predation by bats on the abundance of prey offspring. We counted all larval colonies on

all pine trees along 100 m of stand edge, focusing on the first two rows of the stand where most of *T. pityocampa* larval colonies are concentrated [31]. We calculated the ratio of the number of larval colonies per stand edge divided by the number of male catches on the same edge as an indicator of moth reproductive success (because the sex-ratio is 1:1 in *T. pityocampa*, the number of male captures approximated the number of pairs). Two stands were discarded because they had been thinned in between male trapping and larval colonies counting (for a total of N=21 stands). Time patterns of *T. pityocampa* moth activity per night period were adapted from the detailed biological study of Demolin (1969).

Bat surveys

Along the edge of each stand, one automatic ultrasound bat detector system (Sound Meter SM2BAT, Wildlife Acoustics) fitted with multidirectional microphones (SMX-US weatherproof ultrasonic microphone, Wildlife Acoustics) was installed to record night bat activity. Detectors were calibrated to detect all bat calls and programmed to record from one hour before sunset to one hour after sunrise. Each edge was sampled for two consecutive nights between July 9 and July 27, 2012. Recordings were included in the analysis only for nights without rain, when the wind was <30 km/h and the ambient temperature above 10°C [32]. In addition, we studied a subset of 12 forest edges where two bat detectors, separated by 100 m, were deployed: each of the two detectors was equipped with a *T. pityocampa* sex pheromone dispenser on alternate nights (Figure 1). The synthetic pheromone was used to attract and increase availability of flying male moths around the microphone of the bat detector.

Bat calls were identified by one trained operator (YC) using Batsound 4.1. We used existing identification keys and published data [33–35]. All sequences were analyzed and identified to the finest taxonomic level possible: species level identification was feasible for various kinds of calls, but there were large overlaps between some species making species level identification impossible. In the study area *Pipistrellus kuhlii* and *P. nathusii* calls were really similar. However, in our case, they were only allocated to *Pipistrellus kuhlii* because this species is very common and widespread within the study area, whereas *P. nathusii* is very rare according to regional atlas data [36] and it was never detected by diagnostic calls in our own survey. By contrast, using a conservative approach, we decided not to discriminate *Eptesicus serotinus* and *Nyctalus leisleri* and classified them as a single sonotype [37]. Both species were recorded with certainty (5012 calls for *E. serotinus* and 459 calls for *N. leisleri*) and both species are commonly distributed in the study area. Nevertheless it seems that serotine bats *E. serotinus* are far more abundant than lesser noctules *N. leisleri* in pine plantation forests at the regional level [36].

We assessed bat activity levels using the number of search phase sequences for all species or sonotype. These sequences were composed of two or more pulse calls separated from other calls by one second or more [37,38]. To better evaluate bat activity, continuous sequences longer than 5 s were scored as two sequences. We also assessed bat feeding activity by counting the number of feeding buzz calls indicating active prey capture attempts by a foraging individual bat. Compared to regular calls, feeding buzz calls were defined as more steeply frequency-modulated with pulse intervals gradually decreasing [39].

Statistical analyses

We used Generalized Linear Mixed Models (GLMM) [40] implemented in R-package lme4 [41] to analyze the complete data

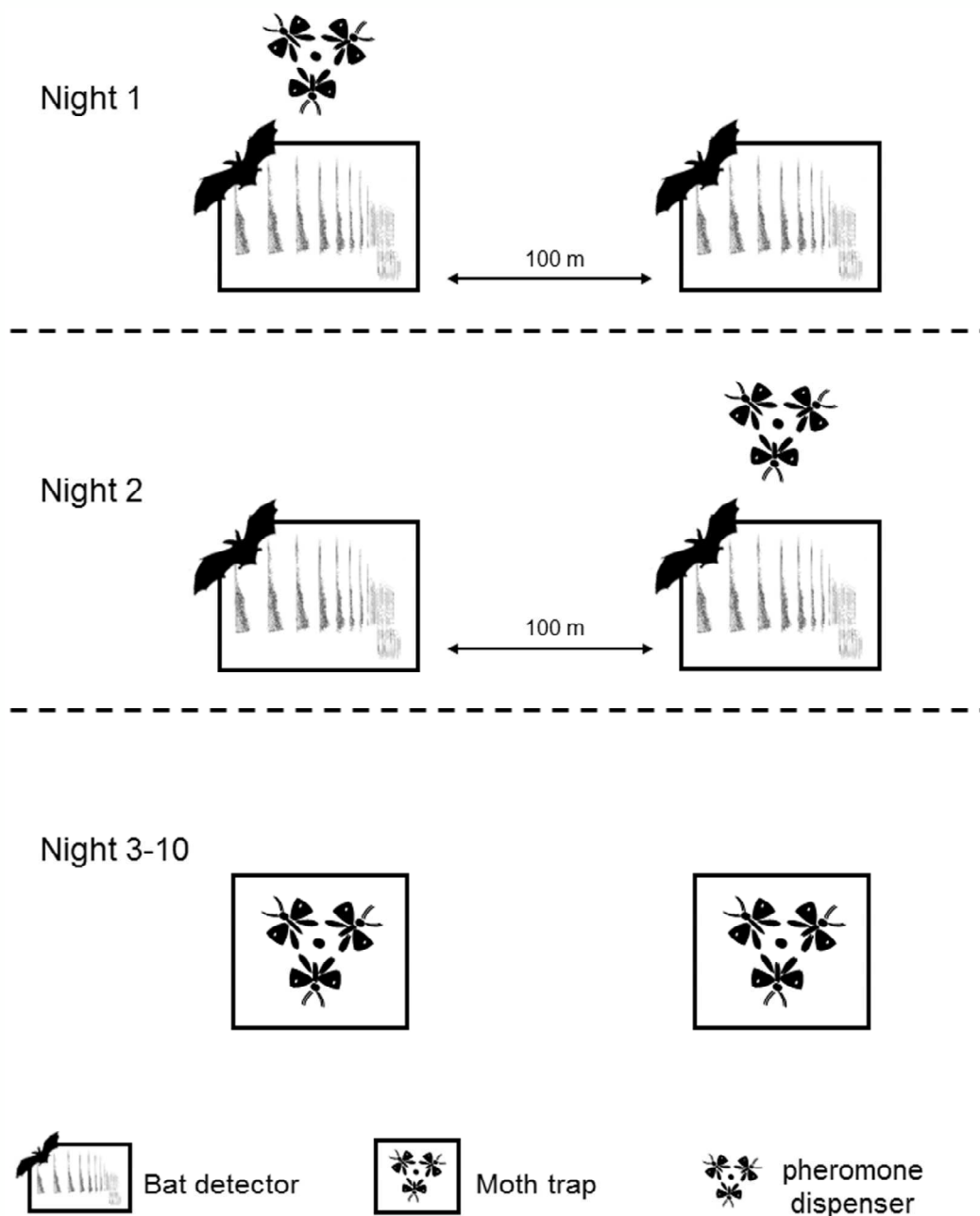


Figure 1. Experimental set up established in a subset of 12 pine plantation edges.
doi:10.1371/journal.pone.0109488.g001

set of 23 edges during all sampled nights and thereby assess the effects of *T. pityocampa* abundance on bat activity. The response variable was the number of call sequences during each sampled night. The explanatory variable was *T. pityocampa* abundance. We accounted for the hierarchical structure of the data by adding nested random effects of night, plot and hour to the model intercept. Residual repartition and deviation from normality (normal Q-Q) interpretation plots were used for model validation. We also tested the individual effect of the presence of a *T. pityocampa* pheromone dispenser on bat activity, prey capture attempts and bat species richness. We paired echolocation data recorded with and without a pheromone lure, during the same

night along the same edge in 12 forest stands, using a permutation t-test implemented in the R-package Deductor [42]. We log-transformed the ratio of larval colonies/male moth captures to meet the assumption that residuals are normally distributed. Thereby we used linear models to test for the effect of overall bat activity or bat feeding activity on moth reproductive success.

Results

Temporal patterns of bat and moth activity

We recorded 49271 passes identifiable to species or sonotype level. They include 27997 (56.9% of the identifiable passes) *P. kuhlii* passes, 17300 (35.1%) *E. serotinus* - *N. leisleri* sonotype

passes, and 3015 (6.1%) *P. pipistrellus* passes. The other 1.8% were assigned to *Myotis* spp (341 passes), *Plecotus* spp (299), *Nyctalus noctula* (109), *Barbastella barbastellus* (94), *Nyctalus lasiopterus* (13) and *Rhinolophus ferrumequinum* (1). The maximum activity of bats along the 23 sampled edges matched the period of pine processionary moth mating activities, which occur during the 4 hours after sunset (Figure 2). Total bat activity and total feeding buzzes per night were significantly correlated ($R^2 = 0.47$; $P < 0.0001$) and these two variables showed the same temporal patterns throughout the night. Finally, bat activity rhythm, all species together, matched the described time pattern activity of *T. pityocampa*.

Bat response to moth abundance

We caught 409 male moths in the 46 traps (mean 9 moths per trap). The mean capture per trap and per plot ranged from 1 to 22 suggesting that our experimental design fitted a range of *T. pityocampa* densities. For bat data analysis, we only used data from the first 4 hours of the night, i.e. when bat activity was maximal, in order to limit bias and to avoid zero-inflated counts. Total bat activity significantly increased with increasing moth abundance on forest edge ($z = 17.27$; $P < 0.0001$) (Table 1). The activity of several bat species also significantly increased with local moth abundance: *P. kuhlii* ($z = 18.41$; $P < 0.0001$), *E. serotinus* - *N. leisleri* sonotype ($z = 4.154$; $P < 0.0001$) and *P. pipistrellus* ($z = 7.684$; $P < 0.0001$) (Table 1). There was no effect of moth abundance on bat species diversity ($z = 1.438$; $P = 0.151$).

Bat response to moth aggregates

For a given edge within a given night, we did not observe any significant effect of the presence of pheromone lure on total bat activity ($P = 0.558$), or on the activities of *P. kuhlii* ($P = 0.871$), *E. serotinus* - *N. leisleri* sonotype ($P = 0.422$) and *P. pipistrellus* ($P = 0.510$). Artificial moth aggregates, resulting from pheromone attraction, had also no significant effect on bat species richness ($P = 0.856$). However, even if bat activities remained the same along the edge, there was a significant increase in bat feeding activity near the pheromone lure, i.e. close to artificial moth aggregates ($P < 0.001$; mean of differences = -13.58 , see Figure 3). The largest bat species emitted significantly more feeding buzzes in the presence of pheromone lure (*E. serotinus* - *N. leisleri* sonotype; $P = 0.013$; mean of differences = -2.08 ; and *P. kuhlii*; $P = 0.001$; mean of differences = -9.62), while it was not the case for the smallest species *P. pipistrellus* ($P = 0.214$).

Bat predation effect on moth demography

There was a positive correlation between male moth abundance as estimated by pheromone trap catches and larval colonies abundance the next year along the same forest edges ($R^2 = 0.245$; $P = 0.013$). More interestingly, the ratio of larval colonies per trapped males, a measure of fertility, significantly decreased with increasing total bat activity ($R^2 = 0.335$; $P = 0.003$, see Figure 4) and the activity of the *P. kuhlii* ($R^2 = 0.166$; $P = 0.047$) and the *E. serotinus* - *N. leisleri* sonotype ($R^2 = 0.418$; $P < 0.001$). By contrast, the activity of *P. pipistrellus* had no significant effect on moth abundance ($R^2 = 0.014$; $P = 0.270$). Bat feeding activity did not show a significant effect on prey reproductive success ($R^2 = 0.102$; $P = 0.087$). The ratio of larval colonies per trapped males significantly decreased with increasing *E. serotinus* - *N. leisleri* sonotype feeding activity ($R^2 = 0.391$; $P = 0.001$).

Discussion

The magnitude of arthropod consumption by bats changes along their reproductive cycle. In Europe, most of the bat species give birth in late spring or early summer [43]. In common with other mammals, lactation required a substantial energy expenditure [27,44]. Female bats therefore have to optimize their hunting activities when lactating. In the study area, bats lactate in late June and July, and this is also the period when the emergence of *T. pityocampa* peaks. In early summer, *T. pityocampa* is the most abundant moth species in pine plantation forests (Charbonnier unpub. data), moreover showing a circadian rhythm in tight coincidence with bat activity (Figure 2). Furthermore, this temporal synchronization may be coupled with spatial matching due to the forest edge preference of both bats [23,45,46] and *T. pityocampa* adult moths [47]. Previous studies have shown that insectivorous bat activities are strongly correlated with arthropod abundance, suggesting that bats actively search for areas of concentrated prey resources [23,25,48]. In our study, we found that bat activity increased with prey availability (moth abundance, Table 1). This finding provides support for our initial hypothesis of significant bat numerical responses to *T. pityocampa* abundance. Our results are consistent with previous studies showing that insectivorous bats are able to adjust their predatory activity to prey availability [26,27]. This behaviour may favour optimal foraging on resources that are unpredictable in time and space, such as local outbreaks of *T. pityocampa* within large pine plantations. Moreover, as the period of *T. pityocampa* emergence coincides

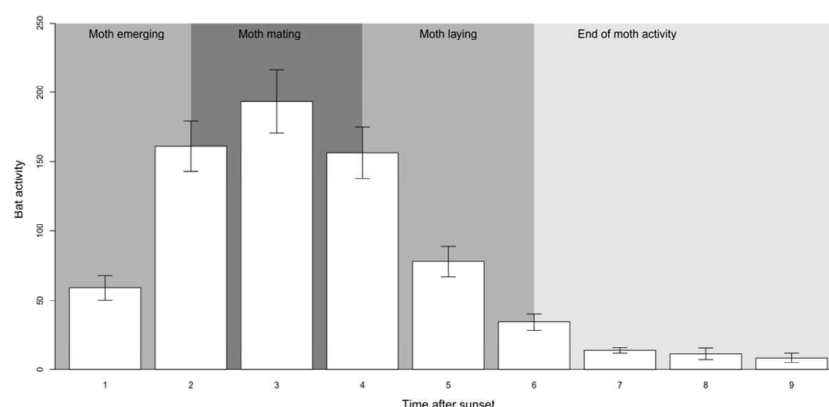


Figure 2. Compared periods of nocturnal activities for bats and pine processionary moths (adapted from Demolin 1969) along the 23 sampled forest edges.

doi:10.1371/journal.pone.0109488.g002

Table 1. Results of Poisson GLMMs linking total bat activity and individual species activities to pine processionary moth abundance.

Bat species	Estimates	SE	z-value	P
Total bat activity	0.0611	0.0035	17.27	<0.0001
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	0.0973	0.0052	18.41	<0.0001
<i>Eptesicus serotinus</i> - <i>Nyctalus leisleri</i>	0.0215	0.0051	4.15	<0.0001
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	0.0909	0.0118	7.68	<0.0001
<i>Plecotus</i> spp	−0.0580	0.0426	−1.36	0.1732
<i>Barbastella barbastellus</i>	0.0127	0.0691	0.18	0.8550

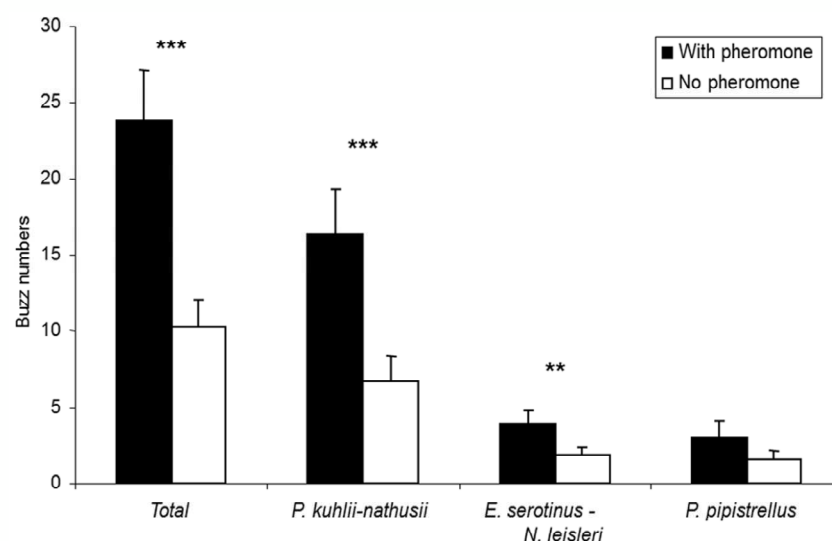
doi:10.1371/journal.pone.0109488.t001

with the period of highest energy requirements for female bats, it is possible that bats have also a demographic response to the moth. Further experiments are needed to test this hypothesis, as observed for another predatory vertebrate, the Eurasian hoopoe *Upupa epops* [49].

McCracken et al. [27], by including comparisons of bats' diet vs. potential prey abundance in a large study area, suggested that there were bat functional responses to particular types of prey at the landscape scale. Here, without changing environmental conditions, we artificially increased the availability of one prey species in its favoured habitat using specific sexual pheromones. These lures may have several effects besides local attraction of males by increasing either abundance or flight activity in intensity and time. Introducing synthetic lures can shift or extend the flight period of male moths, so that increased bat capture attempts could result from the longer time window when bats are able to find the moths. This increase of prey availability, due to an increasing encounter probability, actually resulted in a significantly higher bat feeding activity (Fig. 2). This suggests that the more *T. pityocampa* moths are present on a given edge, the more foraging bats are able to feed on them. Without changing their overall flight activity at the local scale of a given forest edge, but only by enhancing prey capture attempts in relation to prey availability, bats seemed to display a functional response to this specific insect

prey. We were unable to determine the exact shape of the functional response curve, because we used a proxy of feeding activity (buzz numbers) rather than true prey capture attempts per individual bat. Previous studies showed that Holling type II (cyrtoid) responses are the most frequent for vertebrates [50]. Nevertheless, bats can travel long distances, use different foraging tactics and feed on several prey, so it is more likely that the bat functional response is a Holling type III (sigmoid) response [51]. This type of functional response is mostly associated with generalist predators because they are able to switch between alternative prey items according to availability. Therefore, these bat populations may remain fairly abundant when *T. pityocampa* availability declines, and respond rapidly when the pine defoliator build up its populations.

Only the largest bat species showed a significant functional response. The *E. serotinus* - *N. leisleri* and *P. kuhlii* displayed significantly more prey capture attempts in the presence of higher moth availability. By contrast, the smaller *P. pipistrellus* did not produce more buzzes in the presence of a pheromone dispenser and thus moth availability. This species may be too small to feed on *T. pityocampa* and, according to the optimal foraging theory, would spend too much time handling this kind of prey [52]. Various other bat species specialize on moths, such as *Barbastella barbastellus* [53,54] or *Plecotus* spp [55], but they did not show

**Figure 3.** Comparison of prey capture attempts (mean number of buzzes±SE) for total and bat species groups in the presence (black bars) vs. in absence (white bars) of a *T. pityocampa* sex pheromone lure.

doi:10.1371/journal.pone.0109488.g003

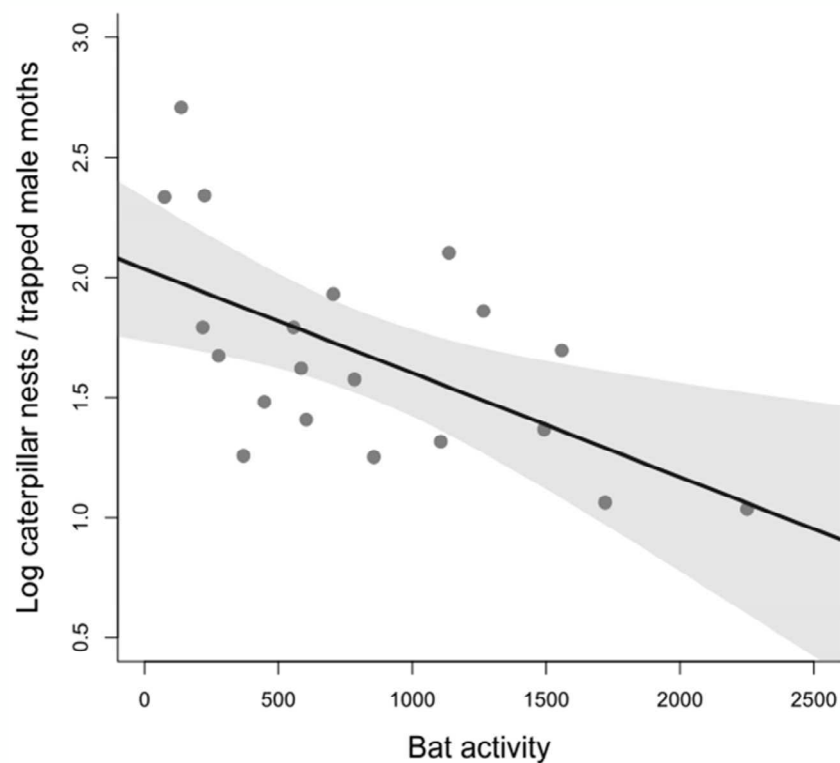


Figure 4. Effect of total bat activity on prey reproductive success (ratio of larval colonies per male moth captured) the following summer along 21 sampled edges.

doi:10.1371/journal.pone.0109488.g004

either numerical or functional responses to higher densities of moths in our study. These species can fly slowly and accurately to glean foliage-resting moths in dense vegetation [56] within old pine and mixed forests [57]; this may explain their lack of response to the experimentally generated flying moth along forest edges. Another explanation could be the low level of *T. pityocampa* populations during the experiment. Generalist species are known to have greater impact on prey populations at low density whereas specialized predators are more effective with high prey density [58,59]. Here, moth density may have been too low to trigger a functional response by a bat specialist. In addition, if fruit bats commonly use olfactory cues to find their food, such behaviour is much less frequent in insectivorous bats, which use odour for social interactions rather than for foraging [60,61]. It is therefore unlikely that the higher bat feeding activity recorded near sex pheromone lures was a direct response to prey odour (kairomonal attraction). Bats are polyphagous predators and there is no evidence that any are sufficiently specialized to have evolved the capacity to smell insect pheromones.

Jactel *et al.* [30] found a positive relationship between the abundance of *T. pityocampa* male moths trapped and the numbers of larval colonies in the next generation. In our study, we observed a significant and negative correlation between general bat activity during the flight period of male processionary moths (time period of the experiment) and the ratio of larval colonies (the next winter) per male moth trapped along the same forest edge. This finding clearly suggests that bat numerical and functional responses to moth density resulted in less offspring per adult moth. It is therefore most likely that bats were feeding on *T. pityocampa* moths, reducing the reproductive success of the insect species. This prediction is strengthened by low predation and parasitism rates of

egg masses in the study area [62], which is the only intermediate life stage between laying moths and larval colonies. Nevertheless, these results are preliminary and would require a longer period of monitoring to be generalized. Several records of bats caught in pine processionary pheromone traps (Martin, unpublished data) and visual observation of bats feeding (e.g. [63]; Serra-Cobo, unpublished data) also suggest that several bat species can actively prey on *T. pityocampa* moths. However only an in depth study of bats diet in pine forests, for example based on DNA analysis of droppings, will allow to formally confirm this assumption. Moreover, monitoring the effects of bat predation on moth demography during an entire epidemic cycle would allow testing the hypothesis that top down regulation is less effective during pest outbreaks [58,59]. Such an impact of predation on adult moths is critical for the effectiveness of top down regulation of the pest insect because this stage of the biological cycle is the smallest in size [64]. In *T. pityocampa*, many other biological control agents including predatory vertebrates (birds) have been described for all larval and pupal development stages, but few before for adult moths [12,13].

It is increasingly acknowledged that bats may contribute substantially to pest regulation in temperate agro-ecosystems [21]. However, the reasons for this effectiveness are not fully understood. Insectivorous bats are an example of generalist predators that maintain constant vital rates and stable populations by shifting to alternative prey [1,14]. Even if our study was limited to a single year, our new experimental approach based on artificial increase in prey availability using pheromone lures revealed a facilitating mechanism of foraging plasticity: the ability of bats to detect and concentrate on local aggregates of the most abundant prey species. These numerical and functional responses of

generalist bat species may result in a negative effect on the reproductive success of the prey and then in a reduction of the population growth rate, at least in condition of low prey density. These various characteristics make bats potential biological control agents that could contribute to regulate *T. pityocampa* populations.

Acknowledgments

We are grateful to Groupama and the Office National des Forêts for the permission to access their sites. We thank Michel Renou and Aaron J. Corcoran for their helpful comments on earlier versions of the manuscript.

References

- Bretagnolle V, Gillis H (2010) Predator-prey interactions and climate change. Effects of Climate Change on Birds. Oxford University Press. 227–247.
- Goss-Custard JD (1970) The responses of redshank (*Tringa totanus* (L.)) to spatial variations in the density of their prey. *Journal of Animal Ecology* 39: 91–113. doi:10.2307/2891.
- Abrams PA, Ginzburg LR (2000) The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology & Evolution* 15: 337–341. doi:10.1016/S0169-5347(00)01908-X.
- Glen DM (2004) Birds as predators of lepidopterous larvae. Insect and bird interactions. Andover, Hampshire, UK: Intercept.
- Robinet C, Roques A (2010) Direct impacts of recent climate warming on insect populations. *Integrative Zoology* 5: 132–142. doi:10.1111/j.1749-4877.2010.00196.x.
- Jactel H, Petit J, Desprez-Loustau M-L, Delzon S, Piou D, et al. (2012) Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology* 18: 267–276. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02512.x.
- Battisti A, Stastny M, Buffo E, Larsson S (2006) A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology* 12: 662–671. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01124.x.
- Hódar JA, Zamora R, Cayuela L (2012) Climate change and the incidence of a forest pest in Mediterranean ecosystems: can the North Atlantic Oscillation be used as a predictor? *Climatic Change* 113: 699–711. doi:10.1007/s10584-011-0371-7.
- Klapwijk MJ, Ayres MP, Battisti A, Larsson S (2012) Assessing the impact of climate change on outbreak potential. *Insect Outbreaks Revisited*. John Wiley & Sons. 429–450.
- Jacquet J-S, Orazio C, Jactel H (2012) Defoliation by processionary moth significantly reduces tree growth: a quantitative review. *Annals of Forest Science* 69: 857–866. doi:10.1007/s13595-012-0209-0.
- Battisti A, Stastny M, Netherer S, Robinet C, Schopf A, et al. (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol Appl* 15: 2084–2096. doi:10.1890/04-1903.
- Battisti A (1989) Field studies on the behaviour of two egg parasitoids of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*. *Entomophaga* 34: 29–38. doi:10.1007/BF02372584.
- Barbaro L, Battisti A (2011) Birds as predators of the pine processionary moth (Lepidoptera: Notodontidae). *Biological Control* 56: 107–114. doi:10.1016/j.biocontrol.2010.10.009.
- De Sassi C, Tylianakis JM (2012) Climate change disproportionately increases herbivore over plant or parasitoid biomass. *PLoS ONE* 7: e40557. doi:10.1371/journal.pone.0040557.
- Twardochleb LA, Novak M, Moore JW (2012) Using the functional response of a consumer to predict biotic resistance to invasive prey. *Ecol Appl* 22: 1162–1171.
- Kalka MB, Smith AR, Kalko EKV (2008) Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science* 320: 71–71. doi:10.1126/science.1153352.
- Williams-Guillen K, Perfecto I, Vandermeer J (2008) Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. *Science* 320: 70–70. doi:10.1126/science.1152944.
- Böhm SM, Wells K, Kalko EKV (2011) Top-Down Control of Herbivory by Birds and Bats in the Canopy of Temperate Broad-Leaved Oaks (*Quercus robur*). *PLoS ONE* 6: e17857. doi:10.1371/journal.pone.0017857.
- Kalka M, Kalko E (2006) Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous insects: diet of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panama. *J Trop Ecol* 22: 1–10. doi:10.1017/S0266467405002920.
- Rydell J, Entwistle A, Racey PA (1996) Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos* 76: 243–252. doi:10.2307/3546196.
- Kunz TH, Braun de Torrez E, Bauer D, Lobova T, Fleming TH (2011) Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 1–38. doi:10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x.
- Buckner GH (1966) The Role of Vertebrate Predators in the Biological Control of Forest Insects. *Annual Review of Entomology* 11: 449–470. doi:10.1146/annurev.en.11.010166.002313.
- Müller J, Mehr M, Bässler C, Fenton M, Hothorn T, et al. (2012) Aggregative response in bats: prey abundance versus habitat. *Oecologia* 169: 673–684. doi:10.1007/s00442-011-2247-y.
- Dodd LE, Chapman EG, Harwood JD, Lacki MJ, Rieske LK (2012) Identification of prey of *Myotis septentrionalis* using DNA-based techniques. *Journal of Mammalogy* 93: 1119–1128. doi:10.1644/11-MAMM-A-218.1.
- Fukui D, Murakami M, Nakano S, Aoi T (2006) Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. *Journal of Animal Ecology* 75: 1252–1258. doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01146.x.
- Agosta SJ, Morton D, Kuhn KM (2003) Feeding ecology of the bat *Eptesicus fuscus*: “preferred” prey abundance as one factor influencing prey selection and diet breadth. *J Zool* 260: 169–177. doi:10.1017/S0952836903003601.
- McCracken GF, Westbrook JK, Brown VA, Eldridge M, Federico P, et al. (2012) Bats track and exploit changes in insect pest populations. *PLoS ONE* 7: e43839. doi:10.1371/journal.pone.0043839.
- Stone EL, Jones G, Harris S (2009) Street Lighting Disturbs Commuting Bats. *Current Biology* 19: 1123–1127. doi:10.1016/j.cub.2009.05.058.
- Démolin G (1969) Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance écologique. *Annales des Sciences Forestières* 26: 81–102. doi:10.1051/forest/19690104.
- Jactel H, Menassieu P, Vétillard F, Barthélémy B, Piou D, et al. (2006) Population monitoring of the pine processionary moth (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) with pheromone-baited traps. *Forest Ecology and Management* 235: 96–106. doi:10.1016/j.foreco.2006.08.002.
- Dulaurent A-M, Porté AJ, van Halder I, Vétillard F, Menassieu P, et al. (2011) A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *Forest Ecology and Management* 261: 1069–1076. doi:10.1016/j.foreco.2010.12.029.
- Parsons K, Bat Conservation Trust (2007) Bat surveys: good practice guidelines. London: Bat Conservation Trust.
- Barataud M, Tupinier Y (2012) Écologie acoustique des chiroptères d'Europe identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. Méze; Paris: Biotopie; Muséum national d'histoire naturelle.
- Russ J (2012) British bat calls: a guide to species identification. Exeter: Pelagic Pub.
- Russo D, Jones G (2002) Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls. *Journal of Zoology* 258: 91–103. doi:10.1017/S0952836902001231.
- Ruys T, Bernard Y (2014) Atlas des mammifères sauvages d'Aquitaine - Les Chiroptères. C. Nature. Le Haillan. 256 p.
- Jung K, Kaiser S, Böhm S, Nieschulze J, Kalko EKV (2012) Moving in three dimensions: effects of structural complexity on occurrence and activity of insectivorous bats in managed forest stands. *Journal of Applied Ecology* 49: 523–531. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02116.x.
- Kalcounis MC, Hobson KA, Brigham RM, Hecker KR (1999) Bat activity in the boreal forest: Importance of stand type and vertical strata. *J Mammal* 80: 673–682. doi:10.2307/1383311.
- Schnitzler H-U, Kalko EKV (2001) Echolocation by Insect-Eating Bats. *BioScience* 51: 557–569. doi:10.1641/0006-3568(2001)051[0557:EBIEB]2.0.CO;2.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, et al. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 127–135. doi:10.1016/j.tree.2008.10.008.
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2012) Linear mixed model implementation in lme4.
- Fellows I (2012) Package “Deducer.”
- Dietz C, Nill D, Helversen O von (2009) Bats of Britain, Europe and Northwest Africa. London: A & C Black.
- Kunz T, Stern A (1995) Maternal investment and post-natal growth in bats. London: Zoological Society of London and the Mammal Society.
- Morris AD, Miller DA, Kalcounis-Rüpell MC (2010) Use of forest edges by bats in a managed pine forest landscape. *The Journal of Wildlife Management* 74: 26–34. doi:10.2193/2008-471.
- Jantzen MK, Fenton MB (2013) The depth of edge influence among insectivorous bats at forest-field interfaces. *Canadian Journal of Zoology* 130: 130311043958007. doi:10.1139/cjz-2012-0282.

47. Dulaurent A-M, Porté AJ, van Halder I, Vétillard F, Menassieu P, et al. (2012) Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology* 14: 19–27. doi:10.1111/j.1461-9563.2011.00549.x.
48. Hagen EM, Sabo JL (2012) Influence of river drying and insect availability on bat activity along the San Pedro River, Arizona (USA). *Journal of Arid Environments* 84: 1–8. doi:10.1016/j.jaridenv.2012.03.007.
49. Barbaro L, Couzi L, Bretagnolle V, Nezan J, Vétillard F (2008) Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodivers Conserv* 17: 1073–1087. doi:10.1007/s10531-007-9241-z.
50. Klinger R, Rejmánek M (2009) The numerical and functional responses of a granivorous rodent and the fate of neotropical tree seeds. *Ecology* 90: 1549–1563. doi:10.1890/07-2146.1.
51. Jeschke JM, Kopp M, Tollrian R (2004) Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biological Reviews* 79: 337–349. doi:10.1017/S1464793103006286.
52. Fossette S, Gleiss AC, Casey JP, Lewis AR, Hays GC (2012) Does prey size matter? Novel observations of feeding in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) allow a test of predator-prey size relationships. *Biol Lett* 8: 351–354. doi:10.1098/rsbl.2011.0965.
53. Sierro A, Arlettaz R (1997) Barbastelle bats (*Barbastella* spp.) specialize in the predation of moths: Implications for foraging tactics and conservation. *Acta Oecol-Int J Ecol* 18: 91–106. doi:10.1016/S1146-609X(97)80067-7.
54. Andreas M, Reiter A, Benda P (2011) Prey Selection and Seasonal Diet Changes in the Western Barbastelle Bat (*Barbastella barbastellus*). *Acta Chiropterologica* 14: 81–92. doi:10.3161/150811012X654295.
55. Ashrafi S, Beck A, Rutishauser M, Arlettaz R, Bontadina F (2011) Trophic niche partitioning of cryptic species of long-eared bats in Switzerland: implications for conservation. *European Journal of Wildlife Research* 57: 843–849. doi:10.1007/s10344-011-0496-z.
56. Fenton MB (1990) The foraging behavior and ecology of animal-eating bats. *Can J Zool-Rev Can Zool* 68: 411–422. doi:10.1139/z90-061.
57. Sierro A (1999) Habitat selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*) in the Swiss Alps (Valais). *Journal of Zoology* 248: 429–432. doi:10.1111/j.1469-7998.1999.tb01042.x.
58. Nixon AE, Roland J (2012) Generalist predation on forest tent caterpillar varies with forest stand composition: an experimental study across multiple life stages. *Ecol Entomol* 37: 13–23. doi:10.1111/j.1365-2311.2011.01330.x.
59. Symondson WOC, Sunderland KD, Greenstone MH (2002) Can Generalist Predators Be Effective Biocontrol Agents? *Annu Rev Entomol* 47: 561–594. doi:10.1146/annurev.ento.47.091201.145240.
60. Bloss J (1999) Olfaction and the use of chemical signals in bats. *Acta chiropterologica* 1: 31–45.
61. Kunz TH, Fenton BB (2005) *Bat ecology*. Chicago, Ill.: University of Chicago Press.
62. Castagneyrol B, Jactel H, Charbonnier Y, Barbaro L, Dulaurent-Mercadal A-M (2014) Egg mortality in the pine processionary moth: habitat diversity, microclimate and predation effects. *Agric For Entomol* 16: 284–292. doi:10.1111/afe.12056.
63. Gonzales Cano JM (1981) Predación de procesionaria del pino por vertebrados en la zona de Mora de Rubielos (Teruel). *Boletín de la Estación Central de Ecología*: 53–57.
64. Dempster JP (1983) The Natural Control of Populations of Butterflies and Moths. *Biological Reviews* 58: 461–481. doi:10.1111/j.1469-185X.1983.tb00396.x.

Annexe 3

Numerical and Functional Responses of Predatory Birds and Bats to the Pine Processionary Moth

Du Chapitre 7 : Ecological Responses of Parasitoids, Predators and Associated Insect Communities to the Climate-Driven Expansion of Pine Processionary Moth

Du livre : Processionary moth and climate change :

Marie-Anne Auger-Rozenberg, Luc Barbaro, Andrea Battisti, Sébastien Blache, **Yohan Charbonnier**, Olivier Denux, Jacques Garcia, Francis Goussard, Charles-Edouard Imbert, Carole Kerdelhué, Alain Roques, Magally Torres-Leguizamon, and Fabrice Vetillardoh

Springer, publié décembre 2014

Cet article à également fait l'objet d'un poster (en co-auteur) au IUFRO : World congress 2014

3 Numerical and Functional Responses of Predatory Birds and Bats to the Pine Processionary Moth

Luc Barbaro, Yohan Charbonnier, Fabrice Vetillard, Sébastien Blache,
and Andrea Battisti

3.1 Introduction

3.1.1 Numerical and Functional Responses of Predators to Outbreaking Insects

The strength of predator-prey interactions is the main factor shaping the numerical and functional responses of predators to prey abundance (Abrams and Ginzburg 2000). While the numerical response of the predator can be defined as an increase in abundance with prey density, the functional response is the increase in prey consumption by predators with prey density. The efficiency of the biological control of pest insects by predators is therefore directly related to the shape and magnitude of their functional responses (Abrams and Ginzburg 2000). The most widespread functional responses is the 'type II', in which consumption rate first increases with prey density and then decreases or remains constant irrespective of prey density. For outbreaking herbivorous insects, several authors have highlighted the beneficial influence of predators on prey outbreak frequency and magnitude (Klemola et al. 2002; Barbosa et al. 2012). However, there is still considerable uncertainty regarding the evolution of predator-prey relationships under ongoing climate change (Berggren et al. 2009; Bretagnolle and Gillis 2010). In particular, spatial and temporal mismatches between a given predator and its prey may impede the future efficiency of biocontrol in agro-ecosystems (Thomson et al. 2010). The current range expansion of *Thaumetopoea pityocampa* with climate warming (Battisti et al. 2005), therefore questions the potential role of vertebrate predators, together with parasitoids and other mortality factors, on pine processionary moth dynamics in time and space.

3.1.2 Biological Control of Pest Insects by Birds and Bats

The key functional role played by predatory vertebrates feeding on forest pest insects is acknowledged for a long time (Morris et al. 1958; Buckner 1967). Insectivorous birds and small mammals are especially efficient predators showing numerical and functional responses to pest insect abundance (Buckner 1967; Dempster 1983; Glen 2004). Among efficient predators of forest arthropods, birds and bats are together considered to provide a valuable ecosystem service of pest insect biocontrol (Whelan et al. 2008; Kunz et al. 2011). While forest birds have long-term been considered key insect predators, the role of insectivorous bats as

444 natural enemies is less documented, although bats have large diet spectrum and
445 foraging tactics (Vaughan 1997; Schnitzler and Kalko 2001) and can affect insect
446 populations as much or more than birds in cross-taxa experiments (Kalka
447 et al. 2008; Williams-Guillén et al. 2008; Karp and Dyal 2014). The role of bat
448 echolocation in the evolutionary responses of tympanate moths to escape bat
449 predation is actually well-known (Schnitzler and Kalko 2001; Waters 2003; Wind-
450 mill et al. 2006). The predation by insectivorous vertebrates allows maintaining
451 prey populations at low densities but this effect becomes negligible during prey
452 outbreaks because of a predominant type II functional response (Crawford and
453 Jennings 1989; Glen 2004). However, generalist and specialist predators do not
454 exert the same biological control on pest insects because their functional responses
455 to prey abundance differ in intensity and shape (Klemola et al. 2002). Specialists
456 and generalists generally feed on different prey life stages and their spatio-temporal
457 predation patterns are highly complementary within complex food webs (Hanski
458 et al. 2001; Symondson et al. 2002). There is consequently a need for maintaining
459 the functional diversity of insectivorous vertebrates at the landscape scale, includ-
460 ing both generalist and specialist predators, to allow long-term biological control of
461 this urticating moth (Tscharntke et al. 2007; Philpott et al. 2009).

462 3.1.3 Pine Processionary Moth as a Special Case of Predator–Prey 463 Interactions

464 Recent studies have brought evidence for a rapid range expansion of the pine
465 processionary moth upwards and northwards in Europe (Battisti et al. 2005), and
466 for a correlation between the magnitude of moth outbreaks and the NAO index
467 (Hodar et al. 2012). This climate-driven expansion has been proven to depend on
468 the number of feeding hours allowed to overwintering larvae, or its surrogate, daily
469 mean minimum temperature during the coldest period (Buffo et al. 2007). The moth
470 expansion is strengthened by a highly efficient strategy of predation avoidance due
471 to both morphological and behavioural adaptations: eggs are covered with scales by
472 the female, late-instar larvae are covered by urticating setae and overwinter in silk
473 nests where they hide during the day, and pupae are buried into the soil (Halperin
474 1990a, b; Battisti et al. 2000). Moreover, adults of *T. pityocampa* are among the
475 moth species that have evolved tympanic organs adapted to detect efficiently bat
476 echolocations (Sierro and Arlettaz 1997; Waters 2003; Windmill et al. 2006).
477 Predatory birds and bats have developed counter-efficient strategies to feed on
478 urticating Lepidoptera such as *T. pityocampa* with morphological and behavioural
479 adaptations to avoid prey defences (Waters 2003; Barbaro and Battisti 2011). Moth
480 species experienced vertebrate predation throughout their seasonal life-stages,
481 although mortality at late-instar larval and pupal stages is the most likely to impact
482 moth population dynamics on the long-term (Dempster 1983; Crawford and
483 Jennings 1989; Tanhuanpää et al. 2001). Four main predation periods succeeding
484 in time and space can be distinguished for *T. pityocampa*, corresponding to main
485 moth life-stages and associated predator strategies (Barbaro and Battisti 2011):



Fig. 7.6 A breeding adult hoopoe carrying a pine processionary moth pupa during the breeding season. Aquitaine, France, 29th May 2011 (Alain Laborde). Breeding hoopoes can consume up to 74 % of buried pupae (Battisti et al. 2000)

(i) generalist passerines, including mixed-species flocks led by Paridae tits, prey on 486
eggs and early-instar larvae in late summer and early autumn; (ii) a small generalist, 487
the great tit *Parus major*, and two large specialists, the great spotted cuckoo 488
Clamator glandarius and the common cuckoo *Cuculus canorus*, prey on urticating 489
late-instar larvae from late autumn to early spring; (iii) the specialist Eurasian 490
hoopoe *Upupa epops* prey on below-ground pupae in late spring and early summer 491
(Fig. 7.6) and (iv) nocturnal predation of adult moths occur in summer during moth 492
emergence period, by generalist bats (at least *Pipistrellus kuhlii* and *Eptesicus* 493
serotinus), European nightjar *Caprimulgus europaeus* and red-necked nightjar 494
C. ruficollis (Table 7.1). 495

3.2 Predation Strategies Used by Vertebrates to Feed 496 on *Thaumetopoea pityocampa* 497

3.2.1 Strategies of Specialist Insectivorous Birds 498

Large insectivorous birds feeding on aposematic and toxic insects, including those 499
carrying urticating setae, can be considered as dietarily specialized, i.e., they have 500
both homogeneous diets and particular foraging behaviours (Sherry 1990). These 501
species have evolved efficient strategies to feed on urticating Lepidoptera, 502

t.1 **Table 7.1** Bird and bat species feeding on *T. pityocampa* (TP) within its circummediterranean range

t.2	Predator species	Body mass	Predated stages	Period	Foraging methods	Diet specialization
t.3	Birds					
t.4	<i>Clamator glandarius</i>	130–192 g	Late-instar larvae	II–IV	Ground and canopy gleaning	Specialist (TP is up to 100 % of diet)
t.5	<i>Cuculus canorus</i>	95–140 g	Late-instar larvae	III–IV	Ground and canopy gleaning	Specialist (hairy larvae are 75 % of diet)
t.6	<i>Caprimulgus europaeus</i>	51–101 g	Moths	VII–VIII	Aerial hawking or flycatching	Specialist (moths are 80–90 % of diet)
t.7	<i>Caprimulgus ruficollis</i>	60–120 g	Moths	VII–VIII	Aerial hawking or flycatching	Specialist (moths are a large part of diet)
t.8	<i>Upupa epops</i>	47–87 g	Pupae, larvae	III–VI	Ground probing and gleaning	Specialist (TP can be up to 74 % of diet)
t.9	<i>Parus major</i>	14–22 g	Eggs, larvae, moths	IX–V	Canopy and ground gleaning	Generalist (TP in up to 60–90 % stomachs)
t.10	<i>Periparus ater</i>	9.5–12.5 g	Eggs, larvae	X–IV	Canopy gleaning	Generalist (TP in up to 66 % stomachs)
t.11	<i>Lophophanes cristatus</i>	10–13 g	Eggs, larvae	IX–IV	Canopy gleaning	Generalist
t.12	Bats					
t.13	<i>Barbastella barbastellus</i>	6–14 g	Moths	VII–VIII	Aerial hawking	Specialist (moths are up to 90 % of diet)
t.14	<i>Plecotus austriacus</i>	6–14 g	Moths	VII–VIII	Aerial hawking or gleaning	Specialist (moths are up to 90 % of diet)
t.15	<i>Plecotus auritus</i>	6–14 g	Moths	VII–VIII	Canopy and ground gleaning	Generalist (moths are 20–100 % of diet)
t.16	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	5–10 g	Moths	VII–VIII	Aerial hawking	Generalist (moths are 15–38 % of diet)
t.17	<i>Eptesicus serotinus</i>	18–35 g	Moths	VII–VIII	Aerial hawking	Generalist (moths are 10–15 % diet)

t.18 Modified from Barbaro and Battisti (2011)

Predation periods are indicated by months (II = February, III = March, IV = April, V = May, VI = June, VII = July, VIII = August, IX = September, X = October)

503 including *T. pityocampa*, by banging late-instar larvae on branches to discard the
 504 head capsule and the integument, and eat only the viscera (Gill 1980; Gonzalez-
 505 Cano 1981). The late-instar larvae can be cleaned from their setae by cuckoos and
 506 hoopoes rubbing them on the ground before ingesting the prey (Barbaro and Battisti
 507 2011). Moreover, cuckoos of several genera (*Cuculus*, *Chrysococcyx*, *Clamator*
 508 and *Coccyzus* spp.) are well-adapted to feed on urticating larvae (Gill 1980). Their
 509 gizzard inner layer has evolved towards a soft, thick and non-keratinoid structure
 510 that allows the larva setae to be kept inserted in the gizzard wall and to be
 511 regurgitated as mixed pellets of mucous membrane, setae and gut contents (pine
 512 needle fragments).

Cuckoos (*Coccyzus* spp., *Clamator glandarius*, *Cuculus* spp.) are also known for their post-migratory nomadic phase when returning from wintering grounds in early spring, during which they are likely to locate moth outbreak areas (including *Lymantria dispar*, *Malacosoma* spp. or *T. pityocampa*) before establishing their breeding territory (Hoyas and Lopez 1998; Barber et al. 2008). Great spotted *Clamator glandarius* and common cuckoos *Cuculus canorus* can locally specialize on urticating 5th-instar larvae of *T. pityocampa*, typically preyed on during pre-pupation processions in early spring (Valverde 1971; Hoyas and Lopez 1998). Another high predator specialization on *T. pityocampa* pupae during below-ground spring diapause is found in the Eurasian hoopoe *Upupa epops*. Hoopoes' long and curved bill allows the birds to dig out buried cocoons, separate the pupae from the urticating skins of the last larval moult, and ingest or carry out pupae for chicks (Battisti et al. 2000; Barbaro et al. 2008; Fig. 7.6). Finally, adult *T. pityocampa* moths are likely preyed on during their summer emergence by two specialists, nocturnal aerial feeders, European nightjar *Caprimulgus europaeus* and red-necked nightjar *C. ruficollis*, where they geographically co-occur with the moth in their respective ranges (Cuadrado and Dominguez 1996; Sierro et al. 2001; Table 7.1).

3.2.2 Strategies of Generalist Insectivorous Birds

Generalist insectivorous forest passerines such as tits (family Paridae) can aggregate in areas with high food availability, including outside the breeding season (Diaz et al. 1998). The great tit *Parus major* is particularly able to forage on temporarily available food resources provided by defoliating Lepidoptera, including some urticating species such as *T. pityocampa* (Pimentel and Nilsson 2007; Garcia-Navas et al. 2013). Empirical evidence for great tit predation on the pine processionary moth, including regular feeding on urticating late-instar larvae, is acknowledged for a long time (Biliotti 1958; Geroudet 1963). Great tits can feed both upon egg clusters, early-instar and late-instar larvae of *T. pityocampa* throughout the moth distribution range from south-western Europe to North Africa and the Middle East (Gonzalez Cano 1981; Halperin 1990a, b; Pimentel and Nilsson 2007; Barbaro and Battisti 2011). To feed on overwintering 5th-instar larvae of *T. pityocampa*, great tits can dig holes in winter nests to collect larvae and remove their head capsule and most of the integument carrying the urticating setae to eat only inner parts of the larval body (Gonzalez Cano 1981). Most predation events occur in winter, when numerical responses of great tits to moth density can be observed (Barbaro et al. 2013). A previous study in central Spain has shown that up to 90 % of great tit stomachs and faeces contained residues of *T. pityocampa* larvae in winter (Gonzalez Cano 1981; Table 7.1).

The coal tit *Periparus ater* and the crested tit *Lophophanes cristatus* are two conifer-dwelling species that are also able to feed on eggs and early-instar larvae of *T. pityocampa* in summer and autumn in central Spain (Gonzalez Cano 1981). The same study provided evidence for predation of the coal tit on late-instar larvae of *T. pityocampa* using holes made by great tits in winter nests. Although the coal tit is

known to feed mainly on pine seeds outside the breeding season (Brotons and Herrando 2003), up to 66 % of its stomachs and faeces contained pine processionary moth with peak predation periods in October–December and April–May (Gonzalez Cano 1981). Finally, two deciduous forest specialists, the blue tit *Cyanistes caeruleus* and the long-tailed tit *Aegithalos caudatus* have also been reported as occasional, and maybe regular, predators of *T. pityocampa* eggs and early-instar larvae in fall and winter (Gonzalez Cano 1981). However, there is a lack of knowledge regarding the vertebrate and invertebrate predators of these early life-stages of the moth, potentially involving several insectivorous bird species, but also orthopterans and coleopterans (Hodar et al. 2013).

3.2.3 Strategies of Insectivorous Forest Bats

Using mostly echolocation to locate their prey, European bats (Microchiroptera) form a guild of nocturnal insectivores foraging on night-flying invertebrates in various habitats, including forests and their edges (Schnitzler and Kalko 2001; Kunz et al. 2011). Bats can consume over half of their body mass in insects nightly and each foraging guilds use different hunting techniques to feed on a wide spectrum of invertebrate prey, including forest moths (Kalka et al. 2008). Bats, especially open-habitat foragers, are also able to concentrate on locally abundant food resource by aggregative responses to increasing prey density (Müller et al. 2012). Adult moths are mainly active at night and therefore constitute a significant part of bat diets, albeit moths can also be predated by bats during their larval stage (Wilson and Barclay 2006). Numerical responses of bats have been studied to date by comparing total insect availability and bat activity or by nocturnal exclusion experiments (Kalka et al. 2008; Williams-Guillén et al. 2008; Müller et al. 2012; Karp and Dyal 2014). Functional responses of bats have been mostly demonstrated through faeces analysis (Vaughan 1997; Goiti et al. 2003; Kervyn and Libois 2008; Ashrafi et al. 2011).

Among the main bat species occurring in circum-Mediterranean pine forests, two species have particularly specialized foraging methods and diets on nocturnal Lepidoptera, the barbastelle bat *Barbastella barbastellus* (Sierro and Arlettaz 1997) and the grey long-eared bat *Plecotus austriacus* (Ashrafi et al. 2011). Both species are moth specialists with Lepidoptera representing up to 90 % of the diet (Vaughan 1997), which is similar to the proportion found on another nocturnal moth specialist, the European nightjar (Sierro et al. 2001). Two horseshoe bat species (*Rhinolophus ferrumequinum* and *R. hipposideros*) are also significant predators of Lepidoptera (20–90 % of the diet; Vaughan 1997), but they seldom use pine forests for foraging and are thus unlikely to feed on *T. pityocampa*. Three other species, the brown long-eared bat *Plecotus auritus* (Ashrafi et al. 2011), the Kuhl's pipistrelle *Pipistrellus kuhlii* (Goiti et al. 2003) and the serotine bat *Eptesicus serotinus* (Kervyn and Libois 2008) are generalist predators whose foraging methods allows them to feed on moths within pine forest or edge habitats. As opportunistic feeders, their diet is composed of a significant part of Lepidoptera

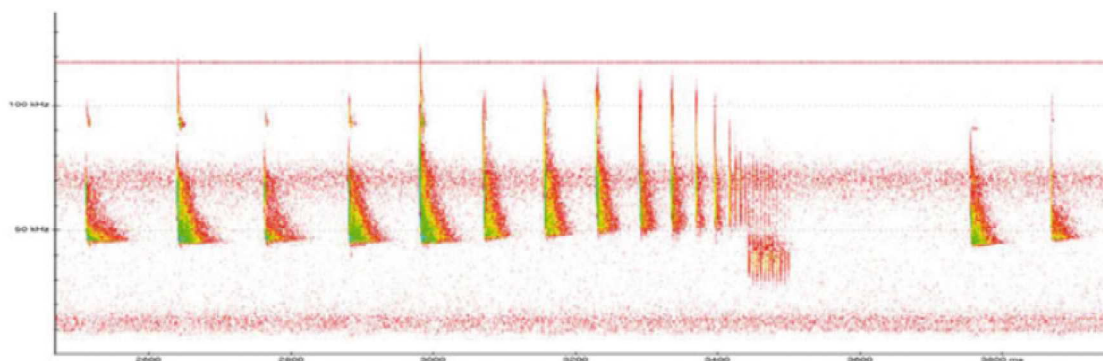


Fig. 7.7 An echolocation sequence including a typical ‘buzz’ signal (*black arrow*) emitted by a Kuhl’s pipistrelle when capturing a prey such as a pine processionary moth during summer emergence. Kuhl’s pipistrelles were responsible for ca 75 % of bat foraging activity recorded during a study in south-western France (Charbonnier et al. [submitted](#))

(Table 7.1) that are likely consumed in proportion with their availability. The latter two species, Kuhl’s pipistrelle and serotine bat, showed significant numerical and functional responses to experimentally increased density of pine processionary moths in pine plantations of south-western France (Charbonnier et al. [submitted](#)). Moreover, the strongest numerical and functional responses to *T. pityocampa* density were found in the Kuhl’s pipistrelle (Fig. 7.7), a Mediterranean-atlantic bat that experienced a recent expansion of its distribution range with climate warming (Sachanowicz et al. 2006; Rebelo et al. 2010).

3.3 Functional and Numerical Responses of Predatory Birds and Bats

3.3.1 Functional Responses of a Pupae Specialist Bird

The Eurasian hoopoe *Upupa epops* is a specialist insectivore foraging on below-ground invertebrates by ground probing in short sward structures including patches of bare ground (Barbaro et al. 2008; Tagmann-Ioset et al. 2012). Hoopoes are local specialists of *T. pityocampa* late-instar larvae and especially below-ground pupae in circum-Mediterranean pine forests (Battisti et al. 2000; Barbaro et al. 2008). A quantitative study of hoopoes’ functional responses to the moth has been conducted in pine forests of northern Italy, showing that hoopoes can consume up to 74 % of buried moth pupae (Battisti et al. 2000). Quantifying pupae predation was based on the number of depredated cocoons left on the ground by hoopoes after pulling out the pupae (Battisti et al. 2000; Fig. 7.6). A telemetry study of foraging adult hoopoes during the breeding season has been performed in pine plantations of south-western France (Barbaro et al. 2008). The study revealed that breeding hoopoes selected pine plantation edges with short sward structures (<7 cm) and important bare sand cover (>25 %) to forage mainly on pine processionary moth

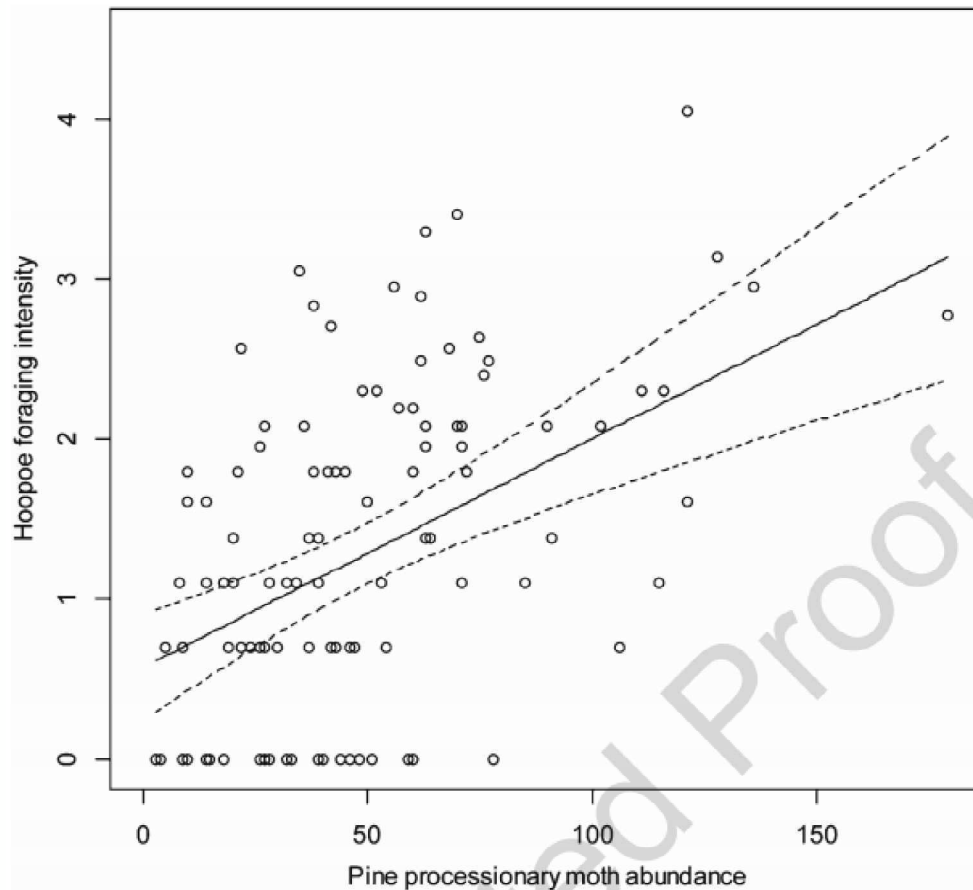
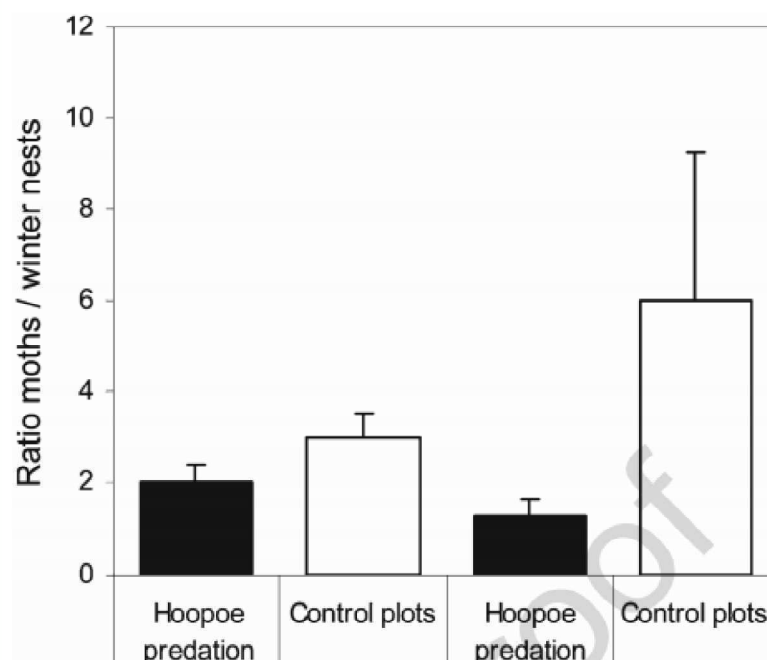


Fig. 7.8 Linear mixed model linking the log-transformed abundance of foraging hoopoes to winter nest abundance of pine processionary moth along pine plantation edges in south-western France (Modified from Barbaro et al. 2008)

622 pupae and *Gryllus campestris* (Barbaro et al. 2008). Hoopoe foraging micro-
 623 habitats matched narrowly with those used by *T. pityocampa* for below-ground
 624 pupation. As a result, we found a significant increase in hoopoe foraging intensity
 625 and nesting success during 3 consecutive years with increasing winter nest density
 626 of *T. pityocampa* measured along pine stand edges (Barbaro et al. 2008). The
 627 functional response of foraging hoopoes to moth density was analyzed by means
 628 of a linear mixed model with pine plantation edge as a random intercept effect and
 629 the 3 consecutive years of the study and pine processionary moth nest abundance as
 630 fixed effects (Zuur et al. 2009). The year effect on hoopoe foraging intensity was
 631 not significant but moth abundance significantly increased hoopoe foraging
 632 irrespective of year, indicating a marked functional response of *U. epops* to
 633 *T. pityocampa* ($t_{1,67} = 4.95$; $P < 0.0001$; Fig. 7.8).

634 We further estimated the efficiency of hoopoe predation on moth survival by
 635 pheromone trapping in paired stand edges located inside or outside hoopoes'
 636 foraging areas during two summers in 2004 and 2006 (Fig. 7.9). We calculated
 637 the ratio of trapped moth abundance on winter nest counts in a given pine stand
 638 edge to estimate moth mortality due to hoopoe predation. There was a trend for a
 639 lower moth survival in preyed than in unpreyed stand edges, although the effect of

Fig. 7.9 Mean (\pm SE) moth survival (ratio of trapped moth on winter nest abundances) in paired pine stand edges located within and outside foraging areas of breeding hoopoes' home ranges in 2004 ($n = 12$) and 2006 ($n = 16$)



hoopoe predation on the emergent moth/winter nest ratio was not significant (Fig. 7.9). However, the effect of hoopoe predation might be blurred by confounding effects of uncontrolled predation and parasitism and/or incertitude on true abundance of moth population estimated by male pheromone trapping.

3.3.2 Numerical Responses of Generalist Insectivorous Birds

The numerical responses of insectivorous bird assemblages to *T. pityocampa*, including generalist avian predators such as the great tit *Parus major*, have been studied within the moth expansion areas in France (Barbaro et al. 2013). Insectivorous bird communities and moth nest density were sampled on the same 250 m-long linear transects during two consecutive winters in 48 pine forests located along altitudinal (Mont Ventoux) and latitudinal gradients (Aquitaine and Orléans forests) of moth expansion in France. We hypothesized that the numerical responses of winter bird communities to moth nest density, including foraging tit species flocks, would differ among core (i.e., at lower latitudes and elevations), and expansion areas of the moth distribution (i.e., at higher latitudes and elevations). We recorded foraging bird abundance and richness as the number of individual birds and species observed at least once in foraging activity during 10-min periods at the end of each transect (Brotons and Herrando 2003). Foraging bird assemblages were largely dominated by foraging Paridae tits on both elevation and latitude gradients (respectively 78 % and 55 % of foraging bird species). Dominant foraging species were the great tit and the crested tit *Lophophanes cristatus* on the latitude gradient and the coal tit *Periparus ater* on the elevation gradient (Barbaro et al. 2013).

On the elevation gradient (Mont Ventoux), we analysed the responses of foraging bird abundance and richness by Poisson generalized linear mixed models with

elevation belts as a random factor to take into account the uncontrolled variation of moth density with elevation (Zuur et al. 2009). We found a significant effect of moth nest density on bird foraging abundance and richness only during the severe winter of 2009 ($z = 4.17$; $P < 0.0005$ and $z = 4.34$; $P < 0.0002$ for bird abundance and richness respectively; Fig. 7.10a). The significant predictors included in the best models for foraging bird abundance and richness were moth density and dominant tree species after multi-model inference at stand and landscape levels (Barbaro et al. 2013). Foraging bird abundance and richness were also significantly higher in pure Austrian pines (*Pinus nigra* ssp. *nigra*), the favourite host tree for *T. pityocampa*, and lower in mixed pine forests ($z = 4.20$; $P < 0.0003$ and $z = 2.95$; $P < 0.003$ for bird abundance and richness respectively). There was also a significant winter numerical response of *Parus major* to moth nest density on the elevation gradient, suggesting that great tits are able to profit from a somewhat abundant, albeit more difficult to handle, food resource in winter (Barbaro et al. 2013; Garcia-Navas et al. 2013). On the latitudinal expansion gradient (Aquitaine and Orléans forests), we found a similar numerical response of foraging bird abundance and richness, but only during an important *T. pityocampa* outbreak in winter 2010 ($z = 3.53$ and $P < 0.0005$ for foraging bird richness; Fig. 7.10b). The separate effect of host pine species (*Pinus pinaster*, *P. nigra* and *P. sylvestris*) on foraging bird abundance and richness along the latitude gradient was not significant.

3.3.3 Numerical and Functional Responses of Foraging Bats

To study the numerical and functional responses of forest insectivorous bats to the pine processionary moth, we used an experimental design coupling pheromone traps and ultrasound bat recorders along pine stand edges in south-western France (Charbonnier et al. submitted). We estimated foraging bat activity in response to increasing abundance of mating male moths attracted by pheromone lures along a gradient of pine stand infestation by *T. pityocampa*. We quantified bat species abundance (numerical response) as the number of echolocation calls recorded per species and bat foraging activity (functional response) as the number of buzz signals indicating effective feeding attempts recorded per species (Fig. 7.7). Pheromone lures were used to simulate male moth aggregations after emergence at pine stand edges used by foraging bats in summer. We used linear mixed models to link the log-transformed abundance of echolocation calls with the nested effect of sampling night within the plot as a random intercept factor (Zuur et al. 2009).

Foraging bats showed both numerical and functional responses to increased abundance of adult pine processionary moths for two generalist species: the Kuhl's pipistrelle *Pipistrellus kuhlii* ($z = 3.39$; $P < 0.001$ for the numerical response; $z = 3.38$; $P < 0.001$ for the functional response; Fig. 7.11a) and the serotine bat *Eptesicus serotinus* ($z = 2.51$; $P < 0.02$; for the numerical response; $z = 2.30$; $P < 0.05$ for the functional response; Fig. 7.11b). By contrast, the responses of the moth-feeding bat specialists recorded, *Barbastella barbastellus*

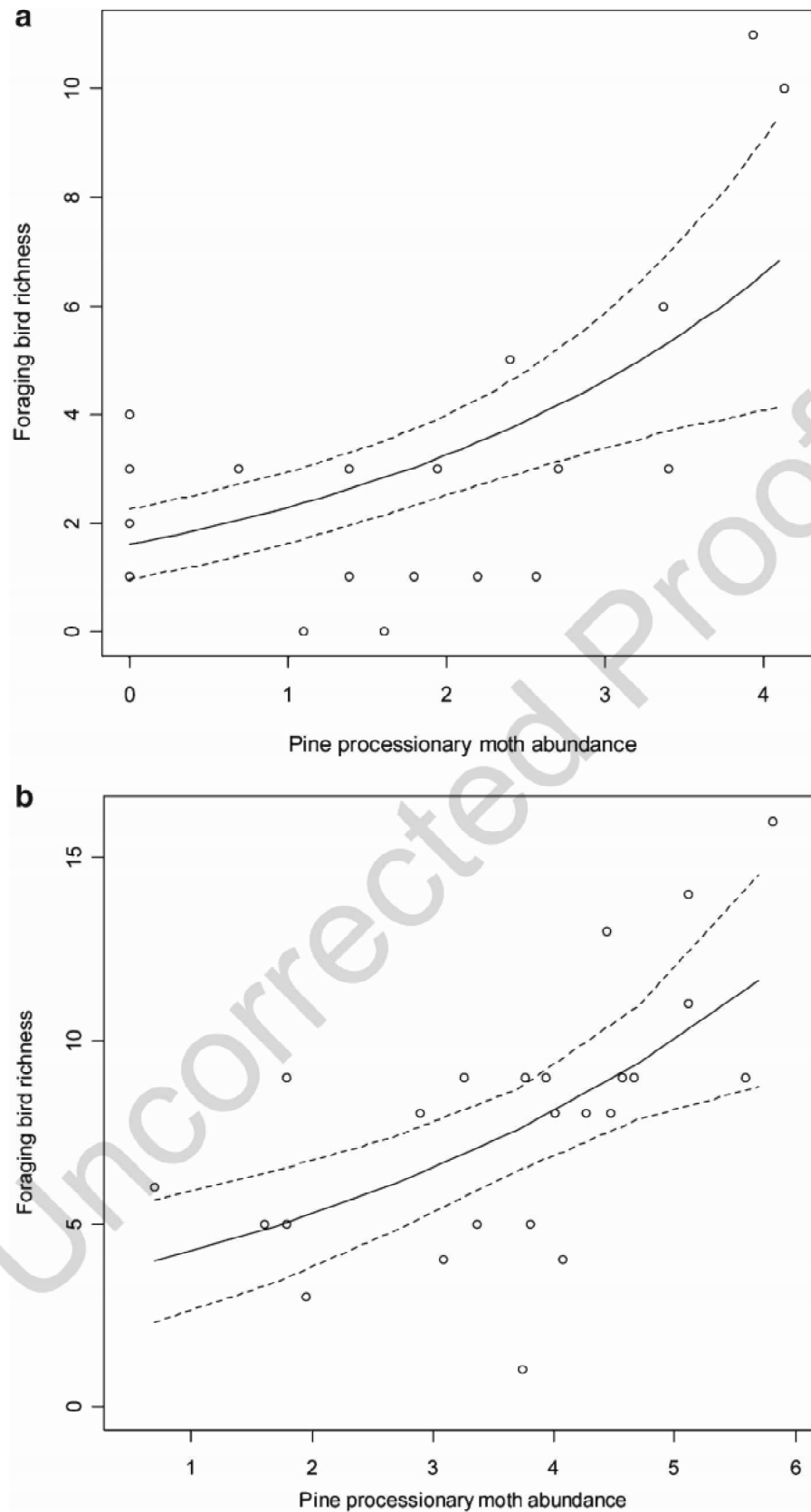


Fig. 7.10 Poisson generalized linear mixed models linking foraging bird richness to log-transformed nest abundance of pine processionary moth; in (a) winter 2009 on an elevation gradient of moth expansion (Mont Ventoux forest); (b) winter 2010 on a latitudinal gradient of moth expansion (Aquitaine and Orléans forests)

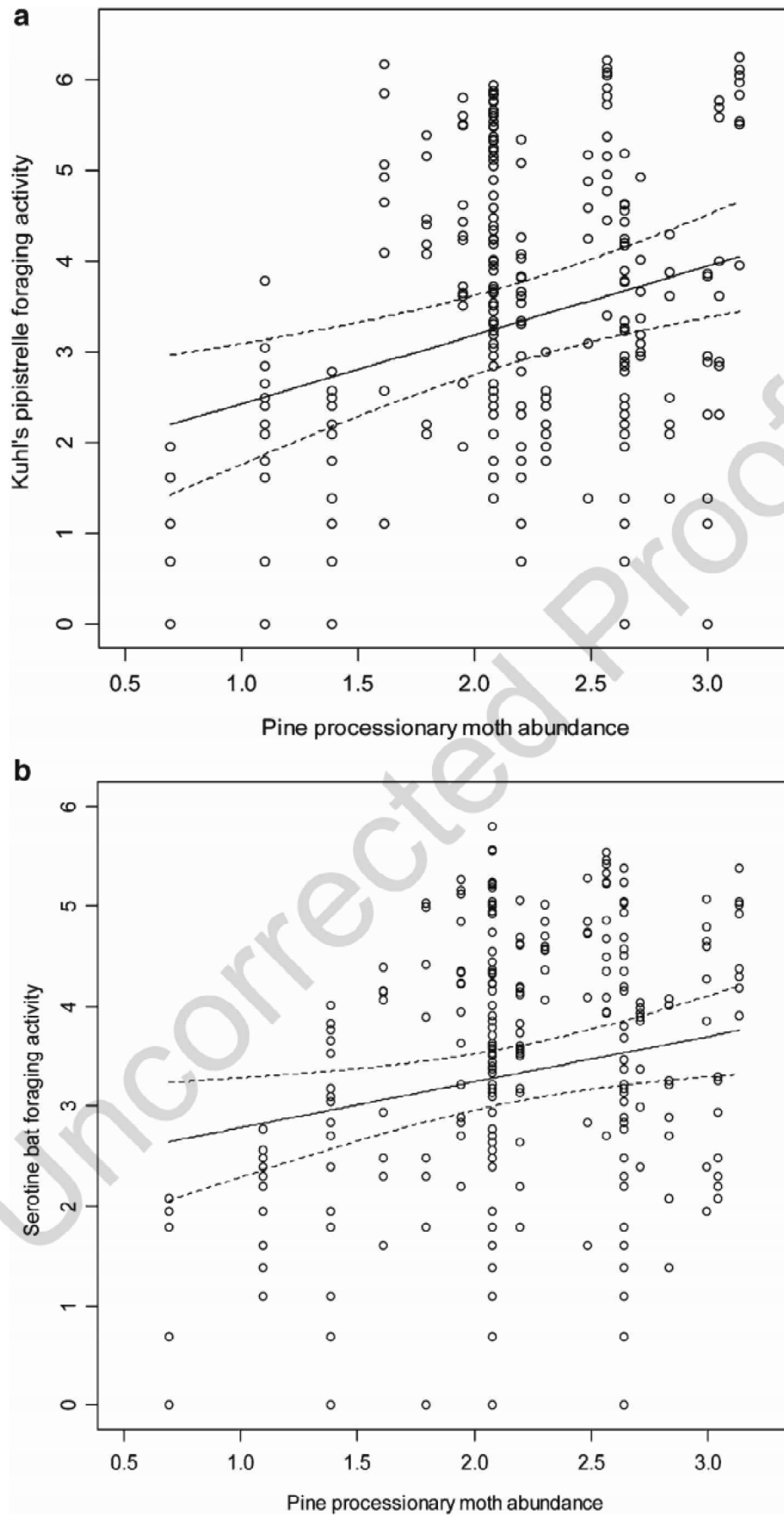


Fig. (a) *Pipistrellus kuhlii* and; (b) *Eptesicus serotinus* to log-transformed moth abundance monitored by pheromone trapping (Modified from Charbonnier et al. [submitted](#))

and *Plecotus* spp., were not significant despite a trend for increased foraging with *T. pityocampa* abundance. Moth-feeding bat specialist occurred at much lower overall abundance in the study site compared to generalist bats *P. kuhlii*, *P. pipistrellus* and *E. serotinus*, which may explain the lack of significant responses observed for specialist bats compared to generalists, together with distinct prey selection strategies (Charbonnier et al. [submitted](#)). Generalist forest bats also exhibited significant functional responses to mating aggregations of male pine processionary moths, since their foraging activities were significantly higher close to moth pheromone lures than in control plots (Charbonnier et al. [submitted](#)). Nocturnal activity periods of foraging bats and mating adult moths were also both higher during the first 4 h after sunset, indicating a narrow temporal matching between flying bats and pine processionary moths.

3.4 Discussion and Conclusion

Both insectivorous birds and bats are efficient predators able to track prey fluctuations and to aggregate in places where prey density is higher (Crawford and Jennings [1989](#); Diaz et al. [1998](#); Barber et al. [2008](#); Müller et al. [2012](#)). In temperate forests of the northern hemisphere, predatory vertebrates can especially aggregate in highly-defoliated forest areas caused by the collective feeding behaviour of outbreaking forest moths such as *Choristoneura fumiferana*, *C. occidentalis*, *Ennomos subsignarius*, *Epirrita autumnata*, *Operophtera brumata*, *Lymantria dispar* and *T. pityocampa* (Morris et al. [1958](#); Haney [1999](#); Gale et al. [2001](#); Hogstad [2005](#); Wilson and Barclay [2006](#); Pimentel and Nilsson [2007](#); Barbaro et al. [2013](#)). Such aggregation of predators in high prey density areas are found both in specialist and generalist insectivores and is especially documented in the *Coccyzus* cuckoos (Gale et al. [2001](#); Barber et al. [2008](#)) and the Parulinae warblers in North America (Crawford and Jennings [1989](#); Patten and Burger [1998](#); Venier and Holmes [2010](#)). The most efficient predators of target lepidopteran pests (spruce budworm *Choristoneura fumiferana* and elm spanworm *Ennomos subsignarius*) constitute a species-rich pool of specialist canopy-gleaners including bay-breasted *Dendroica castanea*, Cape May *D. tigrina* and Tennessee warblers *Vermivora peregrina* (Morris et al. [1958](#); Patten and Burger [1998](#); Haney [1999](#); Venier and Holmes [2010](#)). Birds from this key foraging guild can consume up to 84 % of budworm pupae and larvae when prey populations are low, and up to 22 % at higher prey density (Crawford and Jennings [1989](#)). In European forests, numerical responses of forest passerines, including the brambling *Fringilla montifringilla*, to geometrid moth outbreaks have been demonstrated (Hogstad [2005](#)). However, a similar functional role such as the one played by Parulinae warblers in North America is mostly provided in Europe by Paridae tits, which are resident canopy gleaners able to exploit rapidly a new food resource locally and temporarily abundant, during the breeding season as well as in winter (Diaz et al. [1998](#); Brotons and Herrando [2003](#); Velky et al. [2011](#); Kaunisto et al. [2012](#); Carrascal et al. [2013](#)).

747 The most significant generalist predator of *T. pityocampa* outside the breeding
 748 season is the great tit *Parus major* (Gonzalez-Cano 1981; Pimentel and Nilsson
 749 2007; Barbaro and Battisti 2011). Its rapid responses to spatial and temporal
 750 fluctuations of food resources is linked to efficient foraging and feeding behaviours
 751 allowing to benefit from prey more difficult to handle than usual, such as urticating
 752 moth larvae (Gonzalez-Cano 1981; Parry et al. 1997; Garcia-Navas et al. 2013).
 753 According to the ideal free distribution, the winter occurrence of foraging great tits
 754 is mainly driven by food availability and accessibility (Diaz et al. 1998; Kaunisto
 755 et al. 2012; Carrascal et al. 2013). As predicted by optimal foraging theory,
 756 overwintering nests of *T. pityocampa* larvae may constitute large, abundant and
 757 aggregated protein-rich prey allowing a temporary specialization, especially during
 758 cold periods (Barbaro et al. 2013; Carrascal et al. 2013). The high adaptive
 759 plasticity of great tits makes them efficient biocontrol agents in agroecosystems
 760 and plantation forests, including for newly occurring or expanding pest insects
 761 (Kaunisto et al. 2012). Another generalist predator, the Kuhl's pipistrelle
 762 *Pipistrellus kuhlii* also exhibited marked numerical and functional responses to
 763 adult pine processionary moth density in summer. The Kuhl's pipistrelle is a
 764 Mediterranean-atlantic bat that experienced a recent expansion of its distribution
 765 range with climate warming (Sachanowicz et al. 2006; Rebelo et al. 2010). It may
 766 thus be potentially able to track more than other predators the current range
 767 expansion of *T. pityocampa* northwards (Battisti et al. 2005).

768 Although generalist predators alone can be efficient for pest insect biocontrol
 769 (Symondson et al. 2002), the occurrence of the complete vertebrate guild of
 770 *T. pityocampa* predators would provide a biotic insurance through functional
 771 complementarity between predators succeeding along the entire moth life cycle,
 772 in the absence of marked intraguild competition between moth predators (Philpott
 773 et al. 2009; Barbaro and Battisti 2011; see Table 7.1). The predation of pine
 774 processionary moth by specialist predators occurs mostly in spring during the
 775 critical late-instar larval and pupal stages (Hoyas and Lopez 1998; Battisti
 776 et al. 2000). However, specialist bats (barbastelle and long-eared bats) and birds
 777 (cuckoos, hoopoe, nightjars) exhibit lower density than generalists due to higher
 778 habitat requirements, including resource complementation needs at the landscape
 779 scale (Nakamura and Miyazawa 1997; Sierro and Arlettaz 1997; Sierro et al. 2001;
 780 Barbaro et al. 2008; Ethier and Fahrig 2011). Promoting silvicultural practices for
 781 the highest possible coexistence of generalist and specialist predators within
 782 European pine forests at stand and landscape scales is therefore critical to ensure
 783 a sustainable management of this key defoliator (Cayuela et al. 2011; Hodar
 784 et al. 2012). Such practices would include keeping understorey forest structure
 785 compatible with aerial foraging of bats and nightjars on adult moths in summer
 786 (Sierro et al. 2001; Jung et al. 2012), favouring stand edge diversity in pine
 787 plantations for stopover insectivore migrants potentially feeding on eggs and
 788 early-instar larvae during autumn migration (Rodewald and Brittingham 2004),
 789 and maintaining short sward structure along pine stand edges for large ground-
 790 gleaning insectivores such as the hoopoe (Barbaro et al. 2008; Tagman-Ioset
 791 et al. 2012). As a concluding remark, we advocate for considering the pine